N° d'ordre : 8808

Année 1988

THESE

présentée

devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD- LYON1

pour obtenir

le grade de DOCTEUR D'ETAT ES SCIENCES

par

Raymond Ramousse

Genèse et régulation du comportement constructeur chez quelques araignées orbitèles : de la vie de groupe à la toile individuelle

---

Soutenue le 17 Mai 1988

Jury :
Pr L. LE GUELTE Président
Pr L. CAILLERE Rapporteur
Pr B. KRAFFT Rapporteur
Pr R. CAMPAN
Pr P. BLANDIN

Nº d'ordre : 8808 Année 1988

THESE

présentée

devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD- LYON1

pour obtenir

le grade de DOCTEUR D'ETAT ES SCIENCES

par

Raymond Ramousse

Genèse et régulation du comportement constructeur chez quelques araignées orbitèles : de la vie de groupe à la toile individuelle

---

Soutenue le 17 Mai 1988

Jury :
Pr L. LE GUELTE Président
Pr L. CAILLERE Rapporteur
Pr B. KRAFFT Rapporteur
Pr R. CAMPAN
Pr P. BLANDIN

RAMOUSSE Raymond. Genèse et régulation du comportement constructeur chez quelques araignées orbitèles : de la vie de groupe à la toile individuelle.

Thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 17 Mai 1988.

Université Claude Bernard - Lyon I, n° d'ordre : 88 - 08

Résumé :

L'étude porte sur quatre espèces d'araignées orbitèles (*Argiopidae*) : *Araneus suspicax* , *Araneus folium, Araneus sclopetarius* et *Araneus umbraticus* .

La première partie traite de la biologie générale de ces espèces en élevage : réussite des élevages, développement embryonnaire et post-embryonnaire, reproduction et cycle biologique. L'importance du polymorphisme de taille et ses répercussions sur les comportements de sélection de l'habitat et sur la compétition intra et inter-spécifique est discutée.

La deuxième partie aborde l'ontogénèse des comportements, avec une étude expérimentale de la période de groupement des juvéniles. Celui-ci est un groupement social simple caractérisé par une interattraction des juvéniles de même stade de développement (J2), une communication médiatisée par la soie et une tolérance intra et inter-spécifique. L'oophagie et le cannibalisme, vis à vis de juvéniles d'un stade antérieur, facilitent la survie de quelques individus lors de périodes défavorables. La dispersion des juvéniles intervient lorsque leur poids décroît en dessous d'une valeur seuil et lorsqu'ils expriment le comportement constructeur de toile. Cette période sociale permet la mise en place des comportements complexes nécessaires à la vie solitaire ultérieure et, peut-être, la constitution d'une "image" spécifique.

La troisième partie étudie la variabilité (temporelle et structurale) du comportement constructeur de toile individuelle, en relation avec l'âge, l'état physiologique et l'état de la toile précédente. Au cours du développement, la surface captrice, la maille de la toile ainsi que sa durée de construction augmentent avec la taille des individus. Chez la femelle, la fécondation entraîne une aumentation importante des paramètres de la toile, sauf de la maille. Le moment de construction est fonction de l'état de la toile précédente. L'importance des différents paramètres de la toile est discutée dans le cadre de la théorie de la filtration.

Les implications éco-éthologiques de ces résultats sont analysées et confrontées aux modèles proposés dans la littérature.

Mots-clés : ontogénèse, groupement social, comportement constructeur de toile, *Araneae* , *Argiopidae* , *Araneus suspicax, Araneus folium, Araneus sclopetartius, Araneus umbraticus* .

Jury :

L. LE GUELTE	Président
L. CAILLERE	Rapporteur
B. KRAFFT	Rapporteur
P. BLANDIN	
R. CAMPAN	

Genesis and regulation of web-building behavior in some geometric spiders: from group life to the individual web.

Summary

The study focuses on four species of orb spiders (Argiopidae): *Araneus suspicax, Araneus folium, and Araneus Araneus sclopetarius umbraticus*.

The first part deals with the general breeding biology of these species: breeding success, embryonic and post-embryonic growth, reproduction and life cycle. The importance of size polymorphism and its impact on habitat selection behavior and intra- and inter-species competition is discussed.

Part two deals with behavior ontogeny, with an experimental study of the juvenile group period. This is a simple social group characterized by an interattraction of the juveniles at the same stage of development (J2), a silk-mediated communication and tolerance intra- and inter-specific. 0ophagy and cannibalism, against juveniles of an earlier stage, facilitate the survival of some individuals during adverse times. Juvenile dispersal occurs when their weight decreases below a threshold value and when expressing the web-building behavior. This social period allows the creation of complex behaviors required for the subsequent solitary life and, perhaps the creation of a species "image".

The third part examines the variability (temporal and structural) of individual web building behavior in relation to age, physiological state and the state of the previous web. During development, the capturing surface and the mesh of the web as well as its construction period increase with the size of the individuals. In the female, fertilization results in a significant aumentation of the parameters of the web, except that of the mesh. The time of construction is a function of the state of the previous web. The importance of the various parameters of the web is discussed in the context of the theory of filtration.

Eco-ethological implications of these results are analyzed and compared to the models proposed in the literature.

Keywords: Ontogeny, social group, web building behavior Araneae, Argiopidae, *Araneus suspicax, Araneus folium, Araneus sclopetarius, Araneus umbraticus.*

Avant-propos

En 1972, grâce aux recommandations de Monsieur le Professeur L. LE GUELTE, Monsieur le Professeur P.N. WITT, responsable de la division de recherches du North Carolina Department of Mental Health, m'initia à la recherche en éthologie.

En 1973, Monsieur L. LE GUELTE m'accueillit dans son laboratoire d'Ethologie à la faculté des Sciences de Lyon. J'entrepris, sous sa direction, des recherches sur le comportement constructeur d'une araignée orbitèle (Araneus diadematus). *Cet ensemble de travaux constitua une thèse de troisième cycle, soutenue devant l'Université Claude Bernard-Lyon I en 1977. Toujours sous sa direction, j'ai poursuivi ces recherches, sur plusieurs espèces d'araignées orbitèles en intégrant la dimension temporelle du comportement constructeur.*

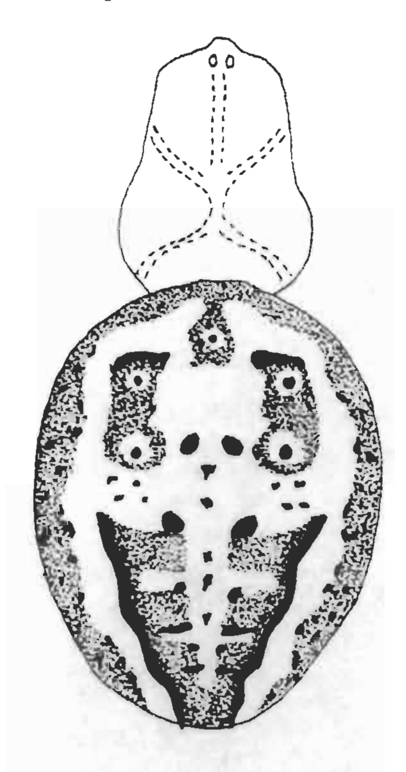
A ce travail doivent être associés mes collègues du laboratoire d'Ethologie :

Mesdames	*J. GOUAT,*
	J. MINCHELLA,
Messieurs	*P. CLEMENT,*
	J. COULON,
	G. DAHAN,
	P. GOUAT,
	M. LE BERRE,

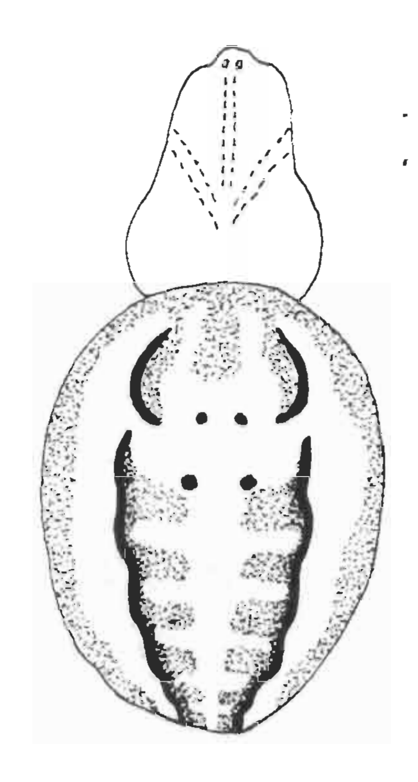
et tout particulièrement Madame Y. BUGNON qui, des années durant, eut la charge des élevages d'araignées.

Messieurs les Professeurs P. BLANDIN, L. CAILLERE, R. CAMPAN, et B. KRAFFT ont bien voulu critiquer mon travail, me permettant de l'améliorer. Leur présence dans ce Jury est pour moi un grand plaisir et je leur en suis profondément reconnaissant.

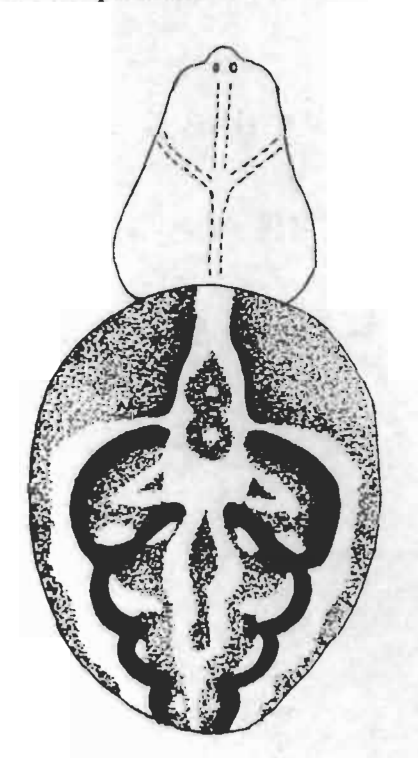
Araneus suspicax



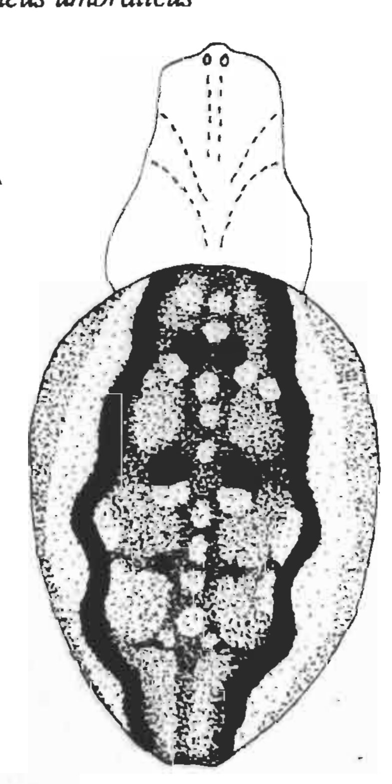
Araneus folium



Araneus sclopetarius



Araneus umbraticus



Vues dorsales d'*Araneus suspicax, Araneus folium, Araneus sclopetarius* et *Araneus umbraticus*

Dessins d'après photographies; X 6,5.

Introduction

L'ouvrage de d'Arcy Thompson (*On growth and form*, 1917), analysant les processus biologiques mis en jeu lors de la réalisation des structures et constructions animales a débouché sur de nombreux travaux interdisciplinaires s'appuyant sur les principes d'économie maximale : maximum d'efficacité pour un minimum de matériaux avec le minimum d'énergie. En particulier, les recherches structurales et architecturales du XXème siècle s'y réfèrent (*Structures et formes*, M. Mimram, 1983).

En biologie, la recherche s'est centrée sur l'étude des comportements constructeurs. K. Von Frisch (*Architecture animale*, 1975) décrit la variété des comportements constructeurs et de leurs résultats et montre que les constructeurs sont présents dans tous les embranchements du monde animal. Plus récemment, M. Hansell (*Animal architecture and building behaviour*, 1984) fait la synthèse des apports de l'étude des comportements constructeurs concernant les quatre questions posées par l'éthologie : quelle causalité et quelle fonction du comportement, comment se fait la mise en place du comportement au cours de l'ontogenèse et au cours de la phylogenèse (N. Tinbergen, 1963).

Trois classes du règne animal concentrent le plus grand nombre d'espèces constructrices : les oiseaux, les insectes et les arachnides. Nous nous sommes intéréssés aux arachnides et plus particulièrement aux araignées. Toutes les araignées produisent de la soie dans des glandes abdominales débouchant dans des filières. La plupart de ces araignées construisent une protection soyeuse pour leurs oeufs et de nombreuses d'entre elles tissent une retraite soyeuse, où elles résident. Mais elles sont universellement connues pour la confection de toiles : simples fils avertisseurs, filets posés sur le sol, gaines tapissant des terriers ou emprisonnant des bulles d'air, nappes aériennes de fils simplement enchevêtrés ou filets ordonnés : toiles orbitèles ou "géométriques". Ce dernier type de toile, est souvent considéré comme le sommet de l'évolution des toiles (H. Levi, 1978). Seulement deux familles d'araignées : les *Argiopidae* (Ecribellates), avec une soie recouverte de gouttelettes de glu, et les *Uloboridae* (Cribellates), avec une soie dite "calamistrée" formée de fibres de mucus peignées sur des fils axiaux, construisent de telles toiles "géométriques". Nous limiterons notre étude à quelques espèces de la famille des *Argiopidae*.

Les études sur les araignées sont limitées par un handicap systématique. La difficulté à déterminer les espèces d'araignées, en particulier les espèces françaises, explique, en partie, la faiblesse du nombre de travaux écologiques réalisés dans notre pays mais aussi le petit nombre d'espèces étudiées au niveau comportemental. Pourtant, l'arachnologie bénéficie de bonnes conditions par ailleurs. Toutes les espèces décrites sont répertoriées jusqu'en 1980 (P. Bonnet, 1945-1961; C.F. Roewer, 1942-1954 et P.M. Brignoli, 1983) et depuis 1967, le Centre International de Documentation Arachnologique (C.I.D.A) publie la liste des travaux réalisés chaque année dans le monde. De plus, un ouvrage fait le point des connaissances sur les araignées (*Biology of Spiders*, R.Foelix, 1982) et les progrès considérables réalisés en neurobiologie sont synthétisés dans "*Neurobiology of Arachnids*" (F.G. Barth, ed., 1985). Au niveau comportemental, deux livres montrent la variété et la richesse des travaux réalisés en éthologie : "*A Spider's Web. Problems in Regulatory Biology*" (P.N. Witt, C.F. Reed et D.B. Peakall, 1968) centré sur l'étude du comportement constructeur de la toile orbitèle et "*Spider Communication. Mechanism and Ecological Significance*" (P.N. Witt et J.S. Rovner, ed., 1982). En ce qui concerne le comportement constructeur, ces ouvrages font apparaître deux lacunes :

- l'absence de la dimension temporelle de ce comportement. En effet, le comportement constructeur de la toile orbitèle a été analysé essentiellement à partir de l'étude de son résultat : la toile. En effet, celle-ci est une trace objective du comportement, riche en informations mesurables, qui permet une approche du comportement à différents niveaux : dénombrement et mesure des éléments d'une toile, arrangements des éléments, poids et caractéristiques des soies utilisées pour la construction, analyse microscopique ...). Mais cette approche n'est pas sans dangers et sans lacunes. La permanence de la toile orbitèle n'est que de courte durée (destruction et reconstruction chaque jour). Mais surtout, la toile n'est qu'un objet statique, elle ne révèle qu'une partie de la dynamique du comportement constructeur. Elle ne permet pas de connaître le chemin exact parcouru par l'araignée au cours de la construction soit parce qu'elle ne conserve pas ces éléments dans sa structure soit parce que certaines structures sont masquées. La toile n'apporte pas ou peu d'informations sur le contexte du comportement constructeur, ni sur le constructeur lui-même, ni sur son canevas temporel.
- le faible nombre des études ontogénétiques. En particulier, les conséquences du passage d'une vie groupée (qui caractérise les premiers stades de la vie des araignées) à une vie solitaire n'ont reçu que peu d'attention, malgré l'émergence à ce moment-là du comportement constructeur de toile individuelle.

De ce fait, si, comme Campan, nous pouvons définir le comportement comme "l'expression dynamique des relations dialectiques permanentes entre un individu et son milieu" (1980), nous décrivons le comportement constructeur de la toile orbitèle en prenant en compte l'histoire individuelle des araignées, l'ontogénèse du comportement constructeur et les dimensions spatio-temporelles de ce comportement chez l'adulte.

Nous avons tout d'abord décrit le développement de chacun des individus, en élevage, car le suivi individuel est difficile, voire impossible, dans le milieu naturel. Nous avons cherché à comprendre comment le comportement constructeur de toile se met en place au cours de l'ontogenèse, en nous intéressant particulièrement à ce moment de rupture dans la vie des araignées que constitue le passage de la vie grégaire à la vie solitaire. En combinant l'étude de la trace du comportement et sa manifestation au cours du temps, nous donnons une nouvelle description du comportement constructeur de la toile "géométrique". Enfin, l'étude comparative d'*Araneus suspicax* et de trois autres espèces affines nous permet de discuter des stratégies d'adaptation spatiale de ces espèces.

1 - Cycle biologique et développement en élevage

K. Lorenz (1984) oppose les éthologistes du type "chasseur" aux éthologistes du type "paysan" "dont l'objectif est essentiellement de posséder des animaux, de les élever, de les faire se reproduire." L'étude d'animaux en captivité permet d'observer simultanément plusieurs espèces et d'obtenir des informations inattendues au niveau comportemental. Une telle approche a été utilisée par Bonnet (1926 à 1939) qui a réalisé l'élevage d'un nombre important d'espèces d'araignées. Ce chapitre s'inscrit dans cette perspective.

Les élevages permettent de quantifier de nombreux paramètres de la biologie temporelle des animaux (nombre de stades post-embryonnaires, longévité, conditions de reproduction,....), et, surtout, d'acquérir l'indispensable connaissance de l'ensemble des comportements de l'espèce, nécessaire pour mieux situer et comprendre le comportement sur lequel nous avons centré notre attention : le comportement constructeur de toile individuelle.

Enfin, malgré les risques des extrapolations et les difficultés à transposer au milieu naturel les résultats d'élevage, c'est, pour l'instant encore, la meilleure façon de connaître l'histoire individuelle des araignées, comme celle de nombreux invertébrés. Ceci est d'autant plus vrai que l'histoire naturelle des *Argiopidae* n'a fait l'objet que de peu d'études. Une revue de la littérature publiée sur cette question en 1970 (Levy) faisait apparaître que sur trente espèces d'araignées étudiées, seules deux d'entre elles étaient des *Argiopidae* : *Nephila madagascariensis* (Bonnet, 1929) et *Araneus diadematus* (Bonnet, 1930a). Depuis, l'histoire naturelle de deux espèces de la zone tempérée (*Zygiella x-notata* : Le Guelte, 1966; Livecchi, 1978; *Araneus diadematus* : Ramousse, 1973) et celle de six espèces de la zone tropicale (*Gasteracantha versicolor* : Emerit, 1969; *Nephila madagascariensis* : Canard, 1973; *Nephila maculata* : Robinson et Robinson, 1976a; *Argiope argentata* et A. *aemula* : Robinson & Robinson, 1978) a été précisée. Nous nous proposons de compléter ces connaissances, souvent partielles, par une étude plus coordonnée de quatre espèces voisines du genre *Araneus* Clerck, 1757 : *Araneus suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*. Les approches classiques, qui restaient à réaliser sur ces quatre espèces, seront complétées par des données comportementales originales. Celles-ci nous permettront de mieux comprendre la classification jusqu'ici indécise de ces quatre espèces, qui ont été regroupées, sur des arguments morphologiques, d'abord dans le genre *Araneus*, puis dans le genre *Nuctenea* et enfin dans le genre *Larinioides* pour trois d'entre elles (*A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*) et dans le genre *Nuctenea* pour la dernière (*A. umbraticus*). *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* sont courantes dans la zone tempérée alors que *A. folium* et *A. suspicax* se rencontrent, surtout, dans la zone méditerranéenne.

1.1 - Matériel et méthodes

1.1.1 - Présentation des espèces

La reconnaissance des espèces, préliminaire à toute étude biologique, est délicate chez les araignées de France, en raison de l'absence de documentation bibliographique récente. Nous avons utilisé la faune de France de Simon (1874-1937), la faune britannique de Locket et Millidge (1951-1953) et l'ouvrage de familiarisation de Hubert (1979). Cependant, sans l'aide éclairée de Alain Canard et Jean Claude Ledoux, nous aurions eu beaucoup de peine à aboutir.

Les quatre espèces étudiées ont été initialement classées dans le genre *Araneus* Clerck 1797. Il s'agit d'*Araneus sclopetarius*, *A. folium*, *A. suspicax* et *A. umbraticus*. Dans le présent travail, nous conserverons provisoirement cette nomenclature, car c'est la plus ancienne et la plus courante dans la littérature. Les trois premières espèces, qui occupent des biotopes très voisins (rives de cours d'eau, de lac ou d'étang), se ressemblent particulièrement au niveau de la structure externe des organes génitaux des femelles (épigyne) et au niveau du bulbe copulateur porté par les pédipalpes du mâle (Figure 1). C'est surtout ce critère morphologique qui les a fait regrouper dans le genre *Larinioides* Caporiacco, 1934. *Araneus umbraticus*, qui occupe des biotopes plus variés, diffère des espèces précédentes par la structure externe des organes génitaux (Figure 1). C'est sur ce critère qu'elle a été considérée comme appartenant au genre *Nuctenea* Simon, 1864.

1.1.1.1 - *Araneus (Larinioides) suspicax* O. Pickard-Cambridge 1876

Cette espèce se trouve dans les parties sub-désertiques du pourtour de la Méditerranée. Ces araignées construisent des toiles orbiculaires comportant une retraite soyeuse importante. Nous avons récolté des individus de cette espèce sur les berges des canaux d'irrigation et de drainage de l'oasis de Touggourt en Algérie au cours de deux périodes (fin Avril 1981 et fin Décembre 1982).

Seuls les animaux se trouvant sur leur toile ont été recueillis puis placés dans des cages individuelles d'élevage. De ce fait sont exclus les mâles matures qui ne construisent plus de toiles. Les résultats de ce premier élevage sont les suivants :

		Total des	Immatures		matures
		captures	Mâles	Femelles	Femelles
Av 1981	effectif	26	4	5	17
	pourcentage		19,2	15,3	65,4
	P minimum		38	113	120
	P Maximum		169	350	564
	P médian récolte		140,5	233	369
	P médian maturité		170 (22)	223 (83,6)	
Dé 1982	effectif	13	5	6	2
	pourcentage		38,5	46,1	15,4
	P minimum		25,2	10,1	240
	P Maximum		45,3	170,5	250,1
	P médian récolte		33	31,7	245
	P médian maturité		81,5 (11,3)	164,5 (14,3)	

Tableau 1 : Fréquence et poids (mg) d'*Araneus suspicax* récoltées dans la nature.
Pm récolte : Poids minimum observé chez les animaux récoltés; **PM récolte** : Poids maximum; **Pmédian récolte** : Poids médian des animaux récoltés; **P médian maturité** : Poids médian à maturité sexuelle des immatures récoltés et mis en élevage; entre parenthèse : écart médian absolu.

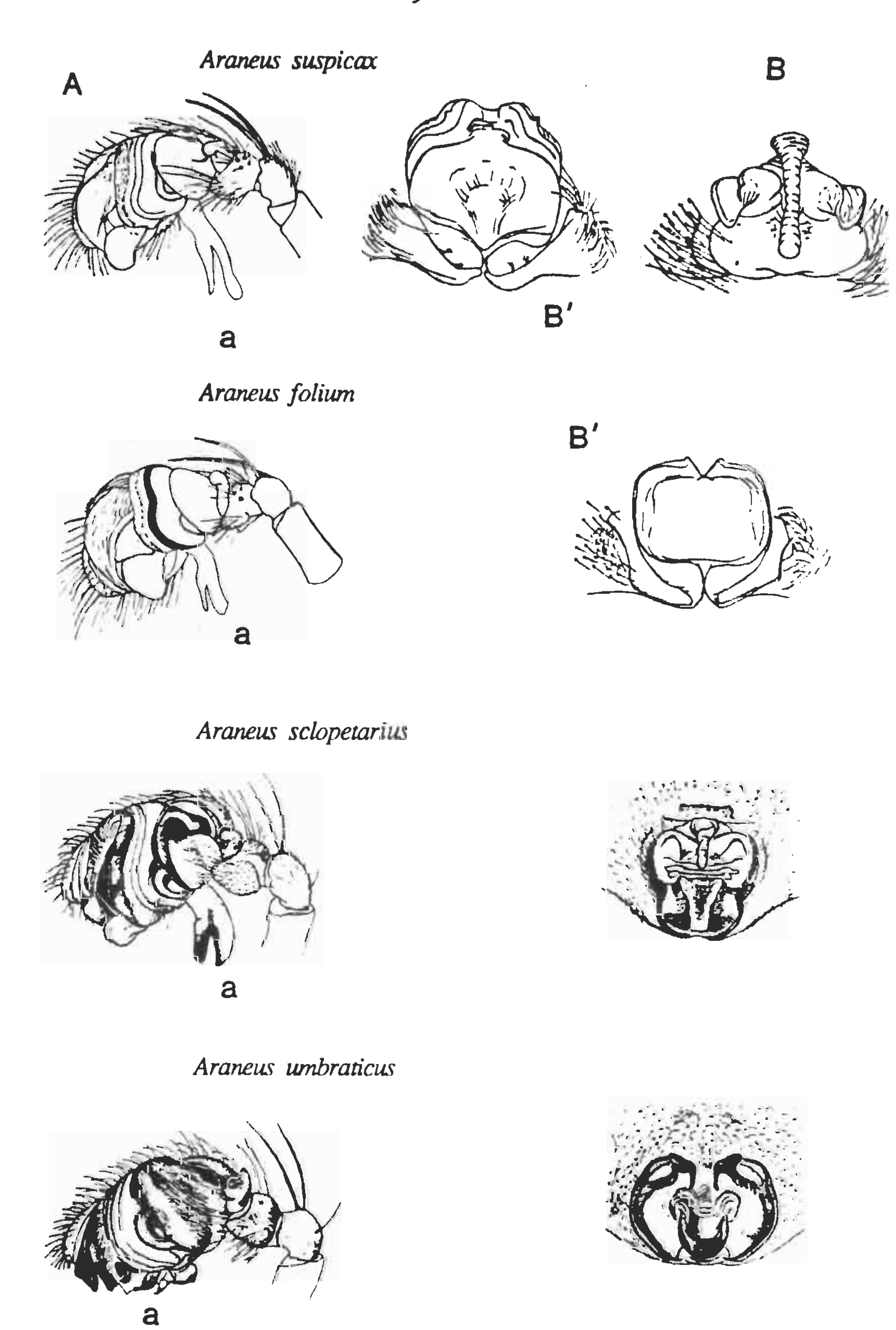


Figure 1 : Organes génitaux externes chez *Araneus suspicax, A. sclopetarius, A. folium et A. umbraticus*

D'après des dessins originaux de A. Canard pour *A. suspicax* et *A. folium*; d'après les dessins du *British spiders* pour *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*. **A** : bulbe copulateur porté par le pédipalpe chez le mâle. **a** : apophyse. **B** : épigyne de la femelle. **B'** : épigyne soulevée.

Bien que les échantillons soient très faibles, nous pouvons remarquer l'inversion du rapport des nombres immatures-matures entre décembre et avril (Tableau 1). En élevage, les immatures capturés en avril, présentent à maturité sexuelle un poids plus élevé que ceux de décembre. Cependant la différence n'est significative que pour les mâles (test Mann Whitney : n1 = n2 = 4; U = 0; p = 0,014).

Ces animaux ont constitué le point de départ d'un élevage qui se poursuit depuis lors au laboratoire.

1.1.1.2 - *Araneus (Larinioides) sclopetarius* CLerck, 1757

Ces araignées sont communes sur les ponts de l'agglomération lyonnaise, établissant leur retraite dans les encoignures. Nous les avons récoltées autour des bassins du Parc de la Tête d'Or (Lyon) (Tableau 2).

	Immatures		Matures	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
effectif	3	8	3	2
Pourcent	19	50	19	13
Poids récolte	35,4 (7,2)	29,0 (23,7)	34,9 (6,1)	104,1 (10,3)
Poids mature	70,0 (31,2)	124,0 (29,3)		

Tableau 2 : Fréquence et poids médian (mg) des A. *sclopetarius* récoltées. Poids récolte : poids médian au moment de la récolte; **Poids mature:** poids médian après la dernière mue; Entre parenthèses : écart médian absolu.

1.1.1.3 - *Araneus (Larinioides) folium* Schranck, 1803

Cette espèce se trouve au Sud de l'Europe. Les individus ont été récoltés (26/06/81) sur les bords du canal de dérivation du Rhône dans la région d'Avignon. Leurs retraites sont établies, souvent, dans des panicules de graminées sauvages.

	effectif	Poids récolte	Poids maturité
Mâles	5	14 (7,6)	58 (9,0)
Femelles	5	20 (7,8)	80 (18,0)

Tableau 3 : Fréquence et poids médian (mg) des *A. folium* récoltées. Poids récolte : poids médian au moment de la récolte; **Poids maturité** : poids médian après la dernière mue; Entre parenthèses : écart médian absolu.

1.1.1.4 - *Araneus (Nuctenea) umbraticus,* Clerck 1757

Récoltées (26/04/80) le long des clôtures de pâturages et de vignes ainsi qu'en bordure des toits des habitations dans le Beaujolais, ces araignées, à l'abdomen très aplati, ne sortent de leur abri, établi dans une fente de bois ou sous les tuiles des toits, qu'après la tombée de la nuit.

	Immatures		Matures	
	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
effectif	4	2	1	8
Pourcent	27	13	7	53
Poids récolte	52,9 (20,6)	38,9 (33,9)	24	259,2 (78,4)
Poids mature	107 (19,3)	116,3 (17,3)		

Tableau 4 : Fréquence et poids médian (mg) des *A. umbraticus* récoltées.

1.1.2 - Techniques d'élevage

1.1.2.1 - Conditions d'élevage

Nous avons contrôlé l'éclairement, la température et l'hygrométrie ainsi que l'alimentation.

Eclairement, température et hygrométrie

A une photophase de 07 à 19 heures (400 lux soit 130 µW/cm2), avec une température de 25 ± 2 °C et une hygrométrie relative de 50%, succède une scotophase de 19 à 07 heures (<1 lux; la pleine lune ne dépasse que rarement 0,7 lux ou 0,28 µW/cm2), avec une température de 15 ± 2° C et une hygrométrie de 75%. La température et l'hygrométrie se stabilisent trois heures après le changement de phase. L'éclairage est réalisé avec des tubes fluorescents de 40 W de marque "True-Lite" dont le spectre visible et ultra-violet est très proche de celui de la lumière extérieure naturelle (on connait depuis longtemps l'importance du rayonnement ultra-violet sur la croissance des insectes). L'éclairement de l'ordre d'un lux, pendant la scotophase, est nécessaire pour enregistrer le comportement des animaux au cours de cette phase.

Alimentation

La nourriture des araignées est composée de drosophiles (*Drosophila melanogaster*) et de mouches Calliphorides. Les drosophiles sont élevées sur un milieu nutritif constitué de farine de maïs, de levure et additionné de nipagine. Les asticots de Calliphorides, achetés chez les vendeurs d'articles pour la pêche, sont placés dans une enceinte où ils se transforment en mouches. Les mouches sont distribuées chaque jour aux araignées qui les capturent dans leurs toiles. La quantité de mouches est ajustée aux caractéristiques de chaque araignée et à son état physiologique.

1.1.2.2 - Enceintes d'élevage

Tous les éleveurs d'araignées ont insisté sur la nécessaire adaptation des cages d'élevage à la biologie des espèces (Krafft, 1967; Blandin & Celerier, 1981; Canard, 1984). En particulier, le volume mis à la disposition de l'araignée ne doit pas trop limiter ses déplacements ni ses capacités de tissage. Burgess (1979) suggère qu'une surface, dont la racine carrée égale trente fois la taille de l'animal, est satisfaisante. Les enceintes que nous avons utilisées répondent à ces exigences.

Les boîtes de Petri

Chaque cocon pondu est placé dans une boîte de Petri, en plastique transparent, de 9,5 cm de diamètre, dont le fond est recouvert de papier. Ces boîtes sont posées sur un lit de billes d'argile cuite régulièrement arrosées. Chaque boîte porte un numéro d'identification constitué du matricule de la femelle et de la date de la ponte.

Les boîtes individuelles d'élevage

Chaque juvénile est placé dans une boîte plastique, aux parois transparentes, de dimensions 10 x10 x 17 cm. Deux de ces parois sont percées d'une fenêtre où est collé un grillage à maille fine. Un couvercle permet d'introduire la nourriture et de prélever les exuvies. Un cadre en carton facilite l'ancrage des toiles et l'installation d'une retraite. Une capsule, bourrée de coton hydrophile régulièrement imbibé d'eau

facilite la prise d'eau des animaux et contribue à l'hygrométrie de l'enceinte.

Chaque animal est identifié et les événements de sa biologie sont notés dans un fichier.

Les cages individuelles

Lorsque les araignées approchent de la maturité sexuelle, leur taille s'accroît ainsi que les dimensions des toiles qu'elles construisent. Pour satisfaire à ces conditions, les araignées sont alors placées dans des cadres de bois de 40 x 40 x 10 cm, fermés par des vitres mobiles.

1.1.2.3 - Observations et mesures

Chaque boîte contenant un cocon ou une araignée est inspectée chaque jour au cours des périodes de soins. Chaque événement (présence d'une toile, d'une retraite, exuviation, ponte) est enregistré dans un fichier individuel. Cette observation est délicate aux tous premiers stades, particulièrement pour le repérage des toiles et la recherche des exuvies . Exuvies et pontes sont retirées des enceintes.

Pesées

Le poids frais des pontes (soie et oeufs), des enveloppes soyeuses du cocon, des araignées venant de pondre ou de muer (avant toute prise alimentaire) et de dix juvéniles de chaque cocon éclos est mesuré au 1/10e de mg avec une balance électronique Mettler AC 100.

Mesure de la taille

La détermination de la longueur des différents articles de la première patte droite, du trochanter au tarse en excluant les griffes, est réalisée à la loupe binoculaire grâce à un micromètre oculaire étalonné au 1/100e de mm. Cette mesure est effectuée sur la première patte de l'exuvie imaginale et de l'animal à sa mort.

Dénombrements

Le nombre de juvéniles est compté à l'éclosion ainsi que le nombre d'oeufs non éclos. Lorsqu'un cocon n'éclot pas, le nombre des oeufs est apprécié en faisant le rapport de la masse des oeufs à celle de dix oeufs intacts décollés des autres.

Statistiques

Les échantillons étudiés étant de petite taille, nous utiliserons des statistiques non paramétriques (Siegel, 1956; Hays, 1963) :
- comparaison des médianes d'échantillons indépendants, test U de Mann Whitney (MW).
- comparaison des médianes d'échantillons appariés, test de Wilcoxon (W).
- comparaison de fréquences, test binomial et test du chi carré (Cc) et test de Fischer.
- corrélation entre deux paramètres, test de corrélation de rangs de Kendall (K).
- analyse de variance de Kruskall-Wallis (K-W).

L'indice de dispersion utilisé est l'écart médian absolu (ema).

1.2 - Les premiers stades du développement post-embryonnaire chez *Araneus suspicax*

1.2.1 - Rappel sur la nomenclature des stades de développement

1.2.1.1 - Définitions

La définition du point initial du développement post-embryonnaire, la nomenclature des premiers stades libres dans le cocon et la reconnaissance des différents stades de croissance hors du cocon, ont donné lieu à de nombreuses discussions. Canard (1984) a réalisé une revue bibliographique de ces questions et reconsidéré ces différents problèmes à la lumière d'études détaillées des stades intrachorioniques et des premiers stades. Il propose les définitions suivantes (p.125), que nous adoptons :

- *Le développement post-embryonnaire des Aranéides commence à l'éclosion (et non à l'inversion).* L'inversion, passage de l'aspect "annélidien" à l'aspect "aranéen" de l'embryon avait été choisi comme début du développement post-embryonnaire par Legendre (1957, 1958) et Vachon (1958).

- *L'éclosion est un phénomène qui débute par la rupture des membranes de l'oeuf (chorion et membrane vitelline) et s'achève par leur rejet. Il y a toujours entre le début et la fin de l'éclosion une mue, parfois deux ou même trois. Elles commencent très peu de temps après le début de l'éclosion lorsqu'une ou deux exuvies se rompent; puis après un arrêt du processus de sortie de quelques minutes ou de quelques heures, le rejet des membranes se poursuit et le premier stade libre s'extrait progressivement à la fois des membranes de l'oeuf (fin de l'éclosion) ainsi que d'une, de deux ou de trois exuvies.*

- *Le développement des Aranéides est scindé en trois périodes : primaire, juvénile et adulte.*
** La période primaire est constituée d'un à trois stades. Ces stades sont appelés pulli. Le pullus (P) a un tégument non pigmenté dépourvu de soies ou exceptionnellement pourvu, près de l'extrémité des pattes, de quelques épines courtes. Il ne possède pas de griffes aux extrémités des pattes. Il présente toujours un aspect foetal, c'est à dire que son céphalothorax est penché sur l'abdomen. Les pulli correspondent aux prélarves de M. Vachon.*
** La période juvénile comprend successivement deux phases : préjuvénile et juvénile.*
. La phase préjuvénile comprend des stades "incomplets", au nombre maximum de deux. Ils sont dépourvus de quelques-uns des caractères que l'on trouve chez les jeunes de la phase suivante : ainsi, en fonction des espèces, il manque un nombre variable des caractères suivants : l'orifice à venin sur les crochets des chélicères, les dents aux marges des chélicères, les serrules aux maxilles, les peignes des griffes aux tarses, les trichobothries et l'organe tarsal, les fusules aux filières, des soies de plusieurs types, des fascicules ungéaux. Lorsque tous ces caractères manquent, le stade est appelé post-pullus (Jp). Le post-pullus n'est présent que chez certaines familles : Argiopides, Atypides, Pisaurides, Lycosides, Agelenides, Thomisides. Les autres stades de cette phase sont appelés "préjuvéniles" (Ji). Le post-pullus et le préjuvénile correspondent respectivement à la larve et à la prénymphe de M. Vachon. Les stades de la période primaire et ceux de la phase préjuvénile correspondent aux stades incomplets de A. Holm (1940).
. La phase juvénile comprend des stades pourvus de tous les caractères que nous avons cités ci-dessus comme pouvant manquer chez les préjuvéniles. Ce sont les jeunes ou stades juvéniles (J). Les jeunes correspondent aux stades complets de A. Holm et aux nymphes de M. Vachon. La comptabilisation des stades est continue dans la période juvénile (Jp 1, Ji 2, J3.....).

1.2.1.2 - Equivalences entre terminologies différentes

Avant cette clarification, de nombreuses terminologies ont été utilisées. Nous avons ainsi employé (Ramousse & Wurdak, 1984; Wurdak & Ramousse, 1984) celle proposée par Vachon (1953). Aussi, pour faciliter la comparaison avec d'autres travaux, nous donnons un tableau (5) de correspondance des principales terminologies.

Auteurs	Stades					
Bonnet 1930	1er âge 2ème âge					3e âge 4e âge .....
Holm 1940	A B C D Stades incomplets					Stades complets
Vachon 1958	prélarve 1 prélarve 2 larve prénymphe Phase prélarvaire Phase larvaire					nymphe 1 n 2 ... Stades nymphaux
	Période larvaire				Période nympho-imaginale	
Peck & Whitcomb 1970	1st instar					2d instar 3d instar
Canard 1984	Pullus p1	Pullus p2	Pullus p3	Postpullus Jp	Préjuvénile Ji	Jeunes J
	Période primaire			Période juvénile		
				Phase préjuvénile		Phase juvénile

Tableau 5 : Principales correspondances entre les périodes du développement proposées par différents auteurs.

1.2.2 - Développement au cours de la phase grégaire

1.2.3.1 - Développement embryonnaire et durée des stades

L'éclosion de tous les individus d'un cocon est synchrone dans un délai de l'ordre d'une heure. Les oeufs d'un cocon sont collés les uns aux autres. Cette cohésion n'est pas la règle générale, chez certaines espèces (*Zygiella x-notata*, par exemple) les oeufs n'adhèrent pas les uns aux autres. Le fait que les oeufs soient collés ou non collés doit avoir des incidences sur la synchronie comportementale des juvéniles. Cette synchronisation diminue lors de la mue marquant le passage du stade *post-pullus* au stade juvénile 2. Elle est particulièrement affectée par l'isolement de *post-pullus* sur un

support lisse. En effet, dans ces conditions, les J2 n'arrivent à se libérer complètement de leur exuvie qu'après l'avoir recouverte d'un réseau de fils de soie. Le regroupement de *post-pulli*, sur une surface lisse, facilite la synchronisation de cette mue car ils peuvent s'agripper les uns aux autres (Tableau 6).

Conditions	Effectif	Durée	ema
Groupés dans la soie	10	48 h.	7,2
Groupés surface lisse	10	72 h.	12
Isolés surface rugueuse	10	96 h.	10,8
Isolés surface lisse	10	168 h.	22,8

Tableau 6 : Synchronisation de la mue entre le stade *post-pullus* et le stade juvénile deux suivant différentes conditions, chez *Araneus suspicax*
Observation (toutes les douze heures) de dix *post-pulli* extraits d'un cocon . **ema** : indice de dispersion.

Les oeufs se développent à des températures différentes, à condition qu'une humidité relative de l'ordre de 70 % soit maintenue. La durée de leur développement augmente avec la température, ainsi que celle des deuxième et troisième stades post-embryonnaires (Tableau 7; MWp : seuil de signification du test de Mann Whitney).

	D embryonnaire			Post-pullus			Juvénile deux		
	20° C	25° C	MWp	20° C	25° C	MWp	20° C	25° C	MWp
effectif	36	34		31	31		3	23	
durée en jours	13,5	7	< 0,001	2	1	< 0,001	10	6,5	< 0,001
ema	1,3	0,7		0,5	0,3		1,7	0,8	

Tableau 7 : Durée des premiers stades à des températures variables, chez *A . suspicax*

Nous avons mesuré l'effet du froid sur la durée du développement embryonnaire et la viabilité des oeufs chez *Araneus suspicax* , en plaçant des cocons fertiles à 5° C et dans une humidité saturée pendant un temps plus ou moins long (Tableau 8). La viabilité des oeufs est exprimée en pourcentage du nombre de jeunes éclos par rapport au nombre total d'oeufs du cocon.

		T 25°C	F 5j	F 10j	F 15j	F 20j
Développement	Effectif	35	12	12	14	14
embryonnaire	Médiane	8,0	13,0	18,0	22,0	27,0
	ema	0,23	0,58	0,33	0,79	0,71
Viabilité	Effectif	24	8	13	11	14
des	Médiane	93%	91%	36%	47%	12%
oeufs	ema	18	16	23	23	10

Tableau 8 : Effet du froid sur le développement embryonnaire et la viabilité des oeufs chez *A . suspicax*
T 25°C : condition témoin, 25°C; **F 5j** : les cocons sont exposés pendant cinq jours à 5°C, puis remis à 25°C; **F 10j, F15j, F 20j** : durée d'exposition au froid, respectivement dix, quinze et vingt jours

Une exposition au froid entraîne un retard du développement embryonnaire équivalent à la durée de l'exposition et une réduction du nombre de jeunes éclos par cocon d'autant plus importante que la durée de l'exposition augmente (analyse de variance de Kruskall-Wallis : ddl = 4; H = 30,56; p <0,001). Ce retard du développement lié au froid empêche les éclosions au cours des périodes climatiques défavorables et entraîne la diminution du nombre de jeunes éclos. De plus, les éclosions d'une ponte exposée au froid s'étalent sur plusieurs heures. Ce phénomène entraîne la cohabitation, au sein du cocon, d'araignées à des stades différents de développement et pourrait ainsi favoriser le

cannibalisme précoce (comme nous le montrerons ultérieurement) et donc la survie des quelques jeunes qui ont réussi à éclore.

L'effet d'une telle période de refroidissement sur le développement des jeunes araignées a été testé. A l'éclosion d'un cocon, quatre groupes de dix individus sont constitués, formant un lot. Chaque groupe est placé dans une boîte de Petri, dont le fond est recouvert de papier : un groupe témoin est maintenu à 20° C (T), les autres groupes sont placés à 5° C pour des durées respectivement de 5 (F5), 10 (F10), 15 jours (F15) avant d'être remis à 20°C. Les animaux sont observés chaque jour. Les jeunes araignées sont pesées au moment de l'éclosion (PE), et lorsqu'elles sont remises à température chaude (PSF), puis tous les cinq jours. La dernière pesée coïncide avec la dispersion des J2. Vingt-quatre lots (de quatre groupes de dix individus) provenant de cocons différents sont ainsi étudiés dans les quatre conditions définies plus haut.

Pendant la période froide, quelle que soit sa durée, les araignées restent au même stade (Jp1), dont la durée médiane à 20°C est de 5 jours. Le pourcentage de perte journalière de poids des araignées au cours de cette période (((PE-PSF/PE)/NJ)x100; PE est le poids des dix araignées à l'éclosion, PSF leur poids à la fin de la période froide, NJ le nombre de jours de la période froide) est inférieur (de l'ordre de trois fois) à celui observé au cours des cinq premiers jours suivant le placement des araignées à 20°C. Ce pourcentage a tendance à augmenter avec la durée de la période de refroidissement (F5 : pourcentage médian = 0,5; F10 p m = 0,68; F15 : p m = 0,84), toutefois cette relation n'est pas significative (analyse de variance de Kruskall-Wallis; ddl = 2; H = 5,1; 0,10 < p < 0,05). Le métabolisme des jeunes araignées est fortement ralenti par une exposition à une température de 5°C. Il devient alors insuffisant pour permettre la réalisation des processus d'exuviation et le changement de stade.

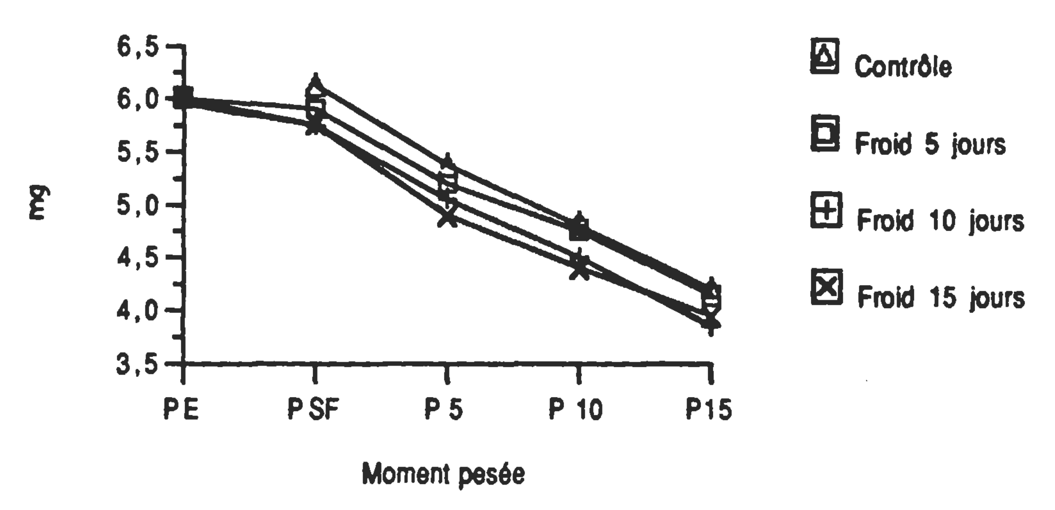


Figure 2 : Evolution du poids d'*A. suspicax* au cours des premiers stades de développement à la suite de différentes durées d'exposition au froid.
PE : Poids au moment de l'éclosion; **PSF** : Poids à la fin de la période de refroidissement; **P5, P10, P15** : Poids respectivement le 5ème, 10ème et 15ème jours après la fin de la période de refroidissement.

A partir du moment où les animaux sont remis en ambiance chaude, le développement reprend et le passage au stade suivant (J2) se réalise. L'évolution des poids redevient parallèle pour toutes les conditions (Figure 2). Cependant, la durée du stade *post-pullus* diminue avec l'allongement de la période de refroidissement (Figure 3; analyse de variance de Kruskall-Wallis : ddl = 3; H = 23,85; p < 0,001). Le développement des *post-pulli* se poursuit donc à basse température mais à un rythme très ralenti. Mais, plus la durée de la période froide augmente, plus le nombre de survivants au moment de la dispersion diminue (Figure 3; analyse de variance de Kruskall-Wallis : ddl = 3; H = 23,11; p < 0,001). Cette mortalité plus importante pour les araignées

exposées plus longuement au froid est à mettre en parallèle avec l'augmentation du pourcentage de la perte de poids journalière mesuré au quinzième jour après le passage à 20°C (Figure 3; analyse de variance de Kruskall-Wallis : ddl = 3; H = 11,13; p < 0,02). Le calcul de ce pourcentage se fait de la façon suivante ((PE-P15/PE)/15) x 100 pour la condition témoin ou ((PSF-P15/PSF)/15) x 100 pour les autres conditions.

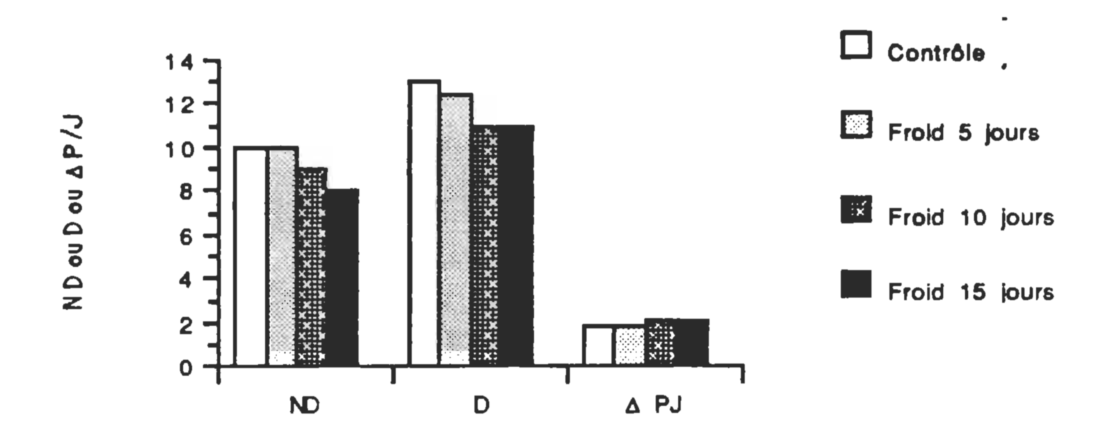


Figure 3 : Effet de la période d'exposition au froid sur le nombre de survivants (ND), la durée de développement (D) et le pourcentage journalier de variation de poids (Δ PJ) chez *A. suspicax*

ND : nombre médian de survivants dans chaque condition. Un groupe comprend 10 individus. **D** : durée médiane du développement (en jours) entre le moment de remise des groupes à 22°C et le moment de dispersion des juvéniles. **ΔP/J** : pourcentage de perte de poids journalier en fin d'expérience : ((PE-P15/PE)/15)x100 pour la condition témoin, ((PSF-P15/PSF)/15)x100 pour les conditions expérimentales.

Les conditions de température subies par un stade donné ont des répercussions importantes sur le stade suivant, en particulier, sur sa durée et sur la viabilité des araignées.

1.2.3.2 - Développement pondéral et linéaire

Le poids des *post-pulli* a été mesuré en pesant ensemble dix individus d'un même cocon. La perte de poids des juvéniles 2 juste après la mue est statistiquement significative (Mann Whitney, p < 0,05; tableau 9). Elle doit être liée à l'exuviation, les *post-pulli* ne vivant qu'aux dépens de leurs réserves vitellines.

	Postpullus	Juvénile 2	
Effectif	10	10	
Poids en mg	0,58 (0,04)	0,52 (0,04)	Taux moyen
Taille en mm			de croissance
Pédipalpes	0,74 (0,005)	0,85 (0,009)	1,16
Patte 1	1,19 (0,023)	1,99 (0,025)	1,67
Patte 2	1,13 (0,010)	1,77 (0,012)	1,56
Patte 3	0,99 (0,014)	1,30 (0,012)	1,32
Patte 4	1,07 (0,016)	1,67 (0,018)	1,56

Tableau 9 : Evolution pondérale et linéaire au cours des stades Jp1 et J2 chez *A. suspicax*

Valeurs médianes du poids des individus et de la taille de leurs appendices. L'écart médian absolu de chacune des médianes est donné entre parenthèses.

Pour ces deux stades, les appendices se classent dans le même ordre décroissant de taille (première paire de patte locomotrice P1, P2, P4, P3, pédipalpe Pd) que chez l'adulte. Cette croissance proportionnelle des diverses pattes d'une araignée persiste à tous les stades ultérieurs ainsi que cela a été démontré par Homann (1949), puis vérifié chez diverses *Argiopidae* (Crome, 1960; Emerit, 1969). Le taux moyen de croissance linéaire (de l'ordre de 1,5) indique un doublement de taille toutes les deux mues. Enfin le taux de croissance est comparable à celui d'autres *Argiopidae* (Bonnet, 1930; Juberthie, 1955).

1.3 - Développement au cours de la phase "solitaire" chez *Araneus suspicax*

Chez les araignées, la croissance est discontinue pour le céphalothorax et les appendices (elle a lieu à chaque mue) et continue pour l'abdomen. Dans des conditions données, le nombre de mues varie suivant les espèces, mais aussi pour une espèce donnée suivant les sexes. Les mâles atteignent la maturité sexuelle plus précocément que les femelles avec un nombre inférieur de mues. Les adultes ne muent plus.

La distinction des différents stades entre eux est toujours difficile chez les animaux récoltés dans la nature. De nombreux critères sont utilisés : la taille, la forme et les dysharmonies de croissance, la coloration, le nombre de dents aux griffes des pattes-mâchoires et ambulatoires, les dents des chélicères, la chaetotaxie (nombre et répartition des épines) et la trichobothriotaxie (nombre et répartition des trichobothries). Canard (1984) fait la revue de l'utilisation de ces différents critères. Ils ne permettent que rarement de reconnaître tous les stades de développement d'une espèce. Il faut cependant citer l'étude du cycle du développement de *Pisaura mirabilis* dans la nature (Penicaud, 1979), grâce à l'utilisation du barème de développement trichobothriotaxique mis en place, chez cette espèce, par Bonaric (1974, 1975) et Emerit & Bonaric (1975a). L'étude des araignées en élevage, dont on connait précisément le stade de développement, permet une meilleure connaissance des cycles biologiques.

1.3.1 - Cycle biologique

Le cycle biologique est la durée entre deux générations, la seconde étant issue de la première (Juberthie, 1954). Le cycle vital correspond au temps qui sépare l'éclosion du décès (Millot, 1949).

1.3.1.1 - Nombre de mues

Dans nos conditions d'élevage, le nombre de mues nécessaires pour atteindre la maturité varie suivant les individus, qu'ils soient d'un même cocon ou non. La figure 4 montre qu'en majorité les mâles muent sept fois (avec une gamme de deux possibilités), alors que les femelles muent huit fois (avec une gamme de trois possibilités).

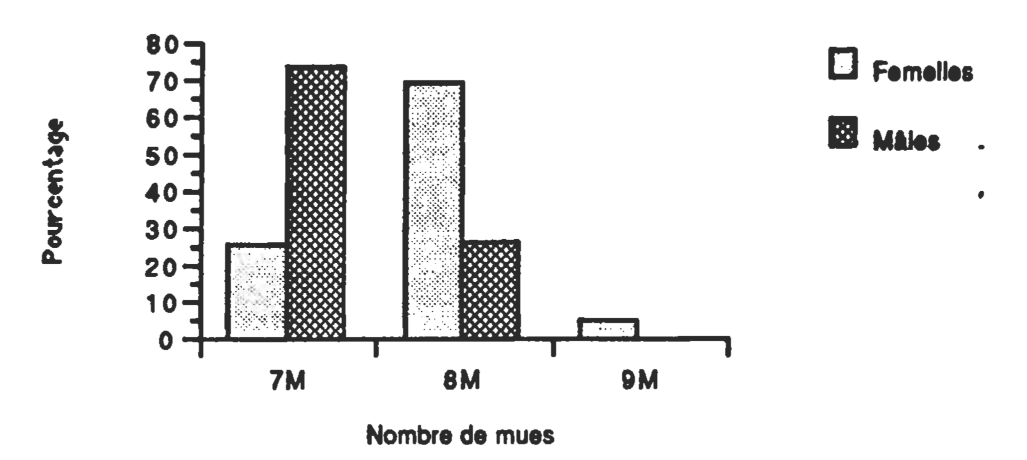


Figure 4 : Nombre de mues à maturité sexuelle chez *A. suspicax*
Pourcentage de femelles et de mâles ayant atteint la maturité sexuelle à un nombre de mues donné. Femelles, n = 162; Mâles, n = 218.

1.3.1.2 - Durée du développement

La durée médiane de chaque stade est calculée suivant le nombre de mues pour chaque sexe (Tableau 10).

	n	P + PP	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	DD
Mâles 7M	157	4	18	7	8,5	12,5	14			64
Mâles 8M	57	4	19	7	8	8	10	12		68
Femelles 7M	42	3	19	8	10	7	14			61
Femelles 8M	111	3	18	8	8	10	12	13		72
Femelles 9M	8	4	25	10	10,5	12	15,5	14,5	15	107,5

Tableau 10 : Durées médianes de chaque stade selon les sexes et le nombre de mues chez *Araneus suspicax*.
n : effectif. **P + PP** : stade *pullus* et *post-pullus* Jp1; **J2** : stade Juvénile 2...; **DD** : durée du développement de l'éclosion à l'adulte.

Le rangement des stades selon leur durée est significatif quel que soit le sexe et quel que soit le nombre de stades (Analyse de variance de Kruskall-Wallis). Cet ordre est du type : stade 1+2 < stade 4 < stade 5 < stade 6 < stade 7 < stade 3 pour les araignées à 7 stades et stade 1+2 < stade 4 < stade 5 < stade 6 < stade 7 ≤ stade 8 ≤ stade 9 < stade 3 pour les araignées à 9 stades, par exemple. Il souligne l'importance du troisième stade post-embryonnaire (J2) et du stade pénultième, qui sont caractérisés par des modifications physiologiques et comportementales importantes. Le premier correspond à la mise en place des comportements liés à la vie de relation et le second à la différenciation sexuelle qui prépare la différenciation comportementale des adultes (les mâles mèneront alors une vie errante en cessant de construire des toiles individuelles).

Les araignées isolées précocement sont matures sexuellement avant les araignées séparées au moment de la dispersion des J2 (tests de Kendall; mâles : n = 184 et femelles : n = 154; p < 0,001) et leur durée de vie réduite (test de Kendall; p < 0,001).

La durée de développement des mâles est comparable quel que soit le nombre de stades nécessaires pour atteindre la maturité sexuelle. Par contre, pour les femelles cette durée augmente avec le nombre de mues (Analyse de variance Kruskal-Wallis : ddl = 2; H = 11,6; p < 0,01).

1.3.1.3 - Longévité

Des individus mis en élevage, 40% n'arrivent pas à maturité sexuelle. La plupart d'entre eux (61%) meurt au cours du stade J2. La comparaison de la mortalité suivant le moment de séparation des jeunes araignées montre que celles qui sont isolées précocement meurent significativement plus que les autres au cours du stade J2 (tableau 11). Mais à maturité sexuelle, le différentiel de mortalité entre ces deux groupes est réduit. En effet, les araignées séparées plus tardivement que les autres ont une mortalité plus forte au cours des derniers stades du développement (tableau 11). La période de groupement a donc des effets à court et à long terme sur la structure des populations.

	Séparation		
	précoce	tardive	
Mort av 3M	104	58	162
Mort ap 3M	42	63	105
	146	121	267

Chi deux = 14,1 p < 0,001

	Séparation		
	précoce	tardive	
Mort E/4M	115	71	186
Mort ap 4M	31	50	81
	146	121	267

Chi deux = 11,7; p < 0,001

Tableau 11 : Mortalité des jeunes *A . suspicax* en fonction du moment de leur séparation

Séparation précoce, tardive : avant ou après la dispersion des J2. **Mort av 3M** : mortalité avant la 3ème mue; **Mort ap 3M** : mortalité après la 3ème mue; **Mort E/4M** : mortalité entre l'éclosion et la 4ème mue; **Mort ap 4M** : mortalité après la 4ème mue.

La durée moyenne de vie des mâles est nettement inférieure à celle des femelles (Tableau 12) bien que certains puissent survivre un an . Trois mâles, récoltés sub-adultes, ont vécu respectivement 125, 205 et 216 jours après leur mue imaginale.

		NM	PM	M	Pm	T	L	n
Mâles	m	7	78,5	65	51,8	16,5	180	214
	v e	6-8	32-155	36-123	12-105	11,5-22,7	62-364	
Femelles	m	8	145,5	70	291,9	16,6	282	161
	v e	6-9	47-269	43-188	55-821	10,1-21,0	100-627	

Tableau 12 : Comparaison mâles/femelles chez *Araneus suspicax*

Valeurs médianes (m) et valeurs extrêmes (v e) : du nombre de mues (NM); du poids, en mg (PM); du nombre de jours (M), et de la taille (T) de la 1ère patte locomotrice, en mm, à maturité sexuelle; de la longévité (L) en jours; du poids au moment de la mort (Pm) en mg. **n** : effectif

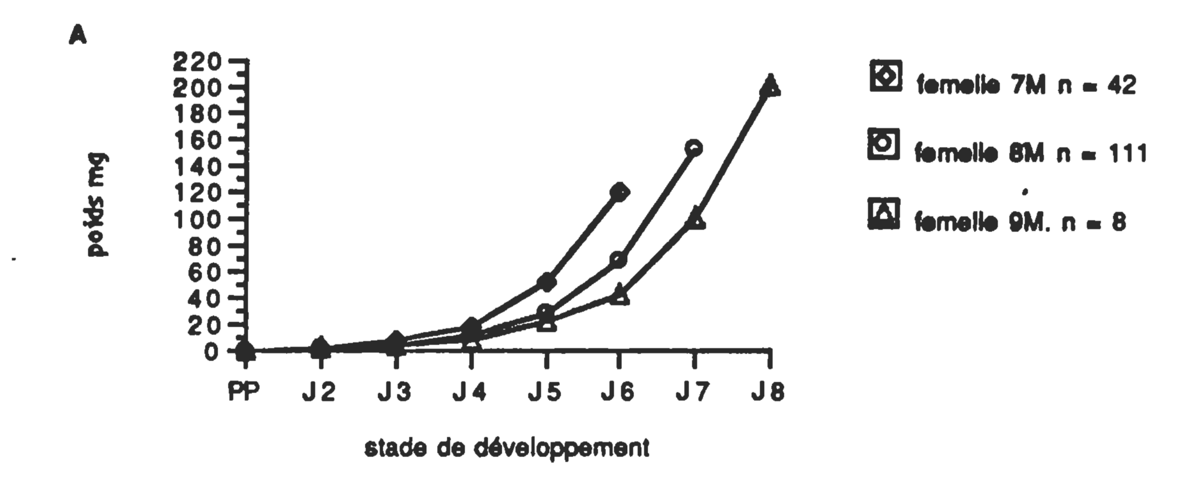
La durée de vie après la dernière mue augmente significativement avec l'allongement de la période de développement chez les femelles et non chez les mâles (test de Kendall; femelles : n = 150; p = 0,001).

Les femelles peuvent survivre deux ans, en élevage. Elles présentent, alors, une longue période de sénilité dont le début est souvent marqué par la réalisation d'un ou deux cocons sans oeufs. Leur activité constructrice est fortement réduite et elles ne capturent des proies que rarement. Trente femelles récoltées matures ont survécu 275 jours (durée médiane) en élevage avec des valeurs extrêmes de 57 à 408 jours.

La durée moyenne de vie des femelles fécondées et celle des femelles vierges ne diffèrent pas entre elles. Par contre, celle des femelles accouplées mais n'ayant pondu que des cocons stériles leur est supérieure.

1.3.1.3 - Evolution pondérale et taille

Chaque individu est pesé après chaque exuviation. Ces informations sont résumées par le poids frais médian pour chaque stade suivant le sexe et le nombre de mues (Figure 5A et 5B).



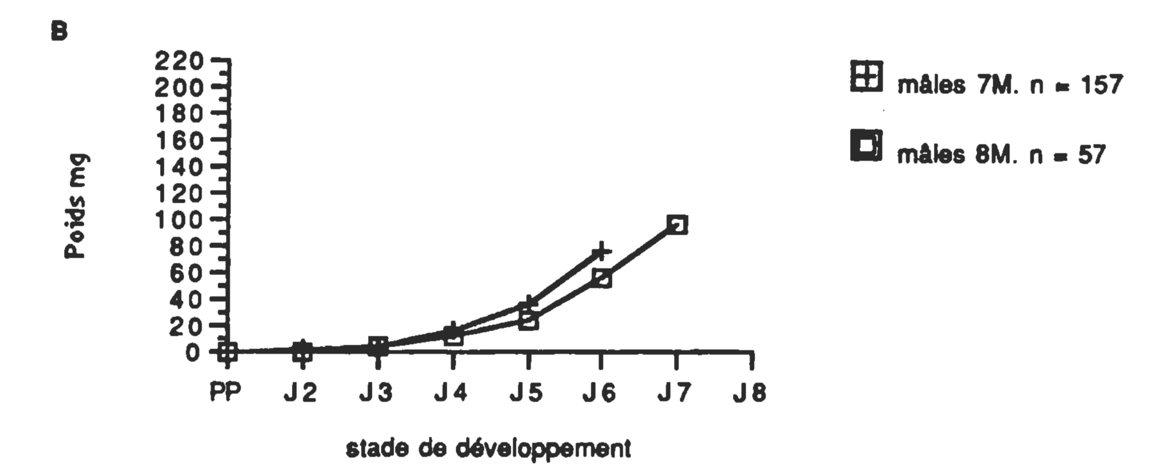


Figure 5 : Evolution pondérale d'*Araneus suspicax* en élevage
A : évolution pondérale des femelles; B : évolution pondérale des mâles. **PP** : poids médian des *post-pulli* (mg) après la deuxième mue. **J2, J3, ...** : poids médian des juvéniles 2, 3...

Le poids frais des mâles et des femelles après la mue imaginale est d'autant plus élevé que les animaux ont effectué un plus grand nombre de mues (Figures 5 A et B). Une croissance rapide se caractérise par un poids faible à la mue imaginale.

Au cours du développement post-embryonnaire la croissance pondérale est négative pour les stades 1 et 2. L'araignée multiplie son poids par 3 ou plus durant les stades 3, 4 et 5. Cet accroissement diminue pour atteindre ses valeurs les plus basses aux derniers stades. Les araignées mâles adultes de stade 7 ou 8 sont respectivement 127 et 192 fois plus grosses que les juvéniles à l'éclosion. Pour les femelles adultes, l'accroissement est de 202 (7 mues), 252 (8 mues) et 334 (9 mues). Les femelles adultes sont significativement plus lourdes que les mâles adultes (Mann Whitney : n1 = 153; n2 = 196; $p < 0{,}001$).

A l'état adulte le poids des mâles varie peu. A leur mort, ils ont perdu de l'ordre de 29 % de leur poids à maturité sexuelle.

L'augmentation de poids entre la mue imaginale et la veille de la 1ère ponte peut atteindre 300 % chez les femelles fécondées et 400 % chez les femelles vierges. La valeur médiane de cet accroissement pour une femelle est de 120 %. Ce gain est investi en partie dans la ponte, mais une partie est conservée par la femelle. Le poids des femelles fécondées reste supérieur, après la ponte, de 45 % à leur poids initial. Celui des femelles

vierges et des femelles non fertiles après un appariement est de l'ordre de 78 %. A la fin de leur vie, le poids des femelles est plus élevé qu'à la mue imaginale de 98% pour les femelles fécondées, de 103 % pour les femelles accouplées sans descendance fertile et 143% pour les femelles vierges.

Pour avoir une idée de la taille des individus, nous avons mesuré les articles de la première patte locomotrice droite (coxa exclu) sur les exuvies des derniers stades et sur l'animal mort. Si l'on compare l'ensemble des mâles et des femelles, aucune différence significative n'apparaît (taille médiane des mâles : 16,5 mm; taille médiane des femelles : 16,6 mm). Mais, la taille des mâles est significativement supérieure à celle des femelles ayant le même nombre de mues. Cette différence persiste entre les mâles à 7 mues (majorité des mâles) et les femelles à 8 mues (majorité des femelles). Les tailles extrêmes confirment l'avantage des mâles (11,5-22,7 mm) sur les femelles (10,1-21,0 mm) mais mettent en évidence l'importance du chevauchement des tailles. Le pourcentage de croissance relatif de la taille (écart entre les tailles de deux stades successifs rapporté à la taille de départ, multiplié par cent) au cours des deux derniers stades (tableau 13), est comparable chez les mâles et les femelles à l'avant dernier stade. Cette croissance ne diffère pas entre l'avant-dernier stade et le dernier stade pour les femelles; par contre, elle augmente significativement au cours du dernier stade pour les mâles.

	avant dernier stade			dernier stade		
	N	C		N	C	
femelle 7M	10	1	42,6	10	5	41,9
femelle 8M	13	2	41,6	16	6	41,6
mâle 7M	18	3	47,1	23	7	58,4
mâle 8M	5	4	37,0	5	8	54,4

Tableau 13 : Croissance linéaire de la première patte locomotrice droite aux derniers stades du développement post-embryonnaire chez *Araneus suspicax*

femelle 7M : femelles matures à la 7ème mue; **N** : effectif; **C** : dans chaque cellule **C**, à gauche : le numéro d'ordre de la cellule; à droite : pourcentage de croissance linéaire. Comparaison avec le test de Mann Whitney : **1/2, 3/4, 1/3, 2/4, 1/5, 2/6** : différences non significatives au seuil 0,05; **3/7** : $z = 3{,}39$; $p < 0{,}001$; **4/8** : $z = 2{,}61$; $p < 0{,}005$.

La différence de taille entre les mâles et les femelles est donc due à une croissance linéaire plus rapide chez les mâles que chez les femelles au cours du dernier stade du développement post-embryonnaire.

La taille augmente avec le poids atteint à maturité sexuelle chez les mâles (test de Kendall; $n = 126$, $p < 0{,}001$) comme chez les femelles (test de Kendall; $n = 143$; $p < 0{,}001$). Plus le développement est lent, plus la taille des animaux augmente.

1.3.1.4 - Durée du cycle biologique

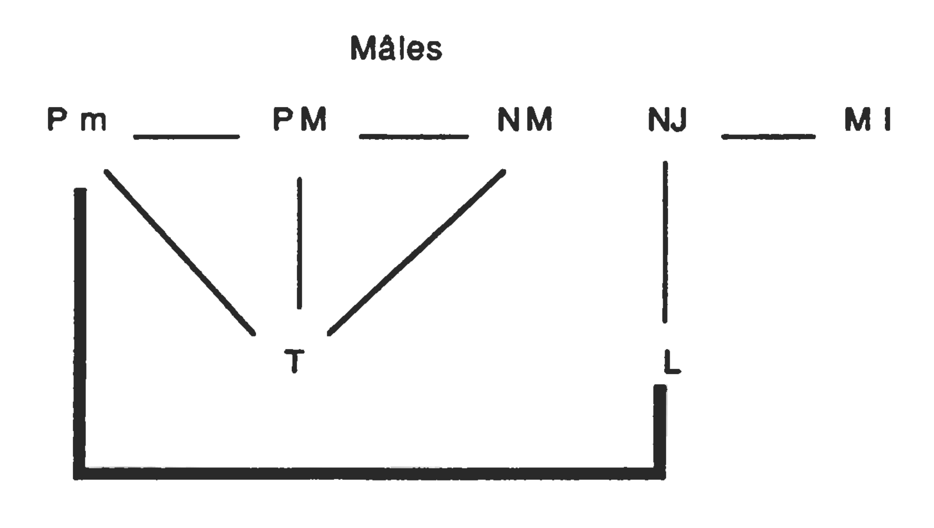
Les étapes du cycle biologique d'*Araneus suspicax*, élevée au laboratoire dans des conditions données, varient d'un individu à l'autre. Aussi, la durée du cycle obtenue en totalisant les valeurs médianes de ses différentes parties ne représente qu'un ordre de grandeur.

En prenant comme origine le moment de la ponte d'un cocon , les femelles et les mâles adultes à la 7ème mue apparaîtront autour du 75ème jour, les femelles et mâles du stade 8 vers le 80ème jour et les femelles de stade 9 vers le 125ème jour. Si la fécondation se produit dans les deux semaines suivant la mue imaginale et compte tenu d'un délai médian entre l'accouplement et la ponte de 11 jours, les premières pontes auront lieu une centaine de jours après la ponte d'origine.

Ce résultat paraît compatible avec l'existence d'au moins deux générations successives par an.

1.3.1.5 - Conclusion

L'isolement a des conséquences importantes sur le développement, bien qu'il soit possible d'élever des araignées isolées, dès l'éclosion, au laboratoire. Leur mortalité au cours du stade J2 est élevée. Cependant, si l'on considère la mortalité non plus en fin de stade J2 mais à maturité sexuelle, celle-ci ne diffère pas que l'on ait des araignées isolées précocement ou non. L'isolement précoce (au laboratoire) provoquerait une mort anticipée des individus les plus faibles. Mais il active aussi le développement des mâles comme des femelles, les araignées isolées dès l'éclosion atteignent la maturité plus rapidement que les araignées séparées plus tard. En contre-partie, leur longévité est plus faible (Figure 6). Le moment d'isolement (MI) des araignées a donc des conséquences importantes sur leur vie future.



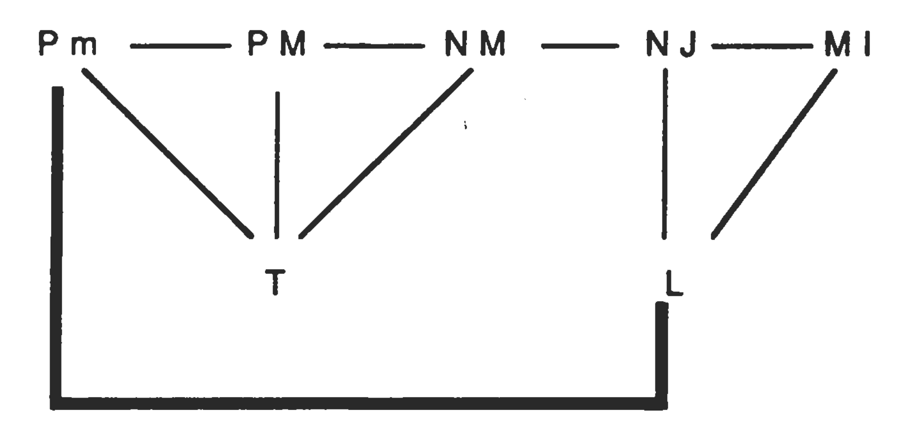


Figure 6 : Corrélations entre les différents paramètres du développement chez *Araneus suspicax*

Seules les corrélations significatives au seuil 0,001 sont représentées. En traits fins : corrélations positives; en trait épais : corrélations négatives. **PM** : poids à maturité sexuelle; **Pm** : poids au moment de la mort; **NM** : nombre de mues; **NJ** : durée du développement de l'éclosion à la mue imaginale; **MI** : moment d'isolement des jeunes; **L** : longévité; **T** : taille à maturité sexuelle.

Les mâles et les femelles ont le même type de développement car on retrouve les mêmes relations entre le nombre de mues (NM), le poids à maturité sexuelle (PM) et la taille (T) d'une part, la vitesse de développement (NJ) et la longévité (L) d'autre part (Figure 6) : le poids à maturité ainsi que la taille augmentent avec le nombre de mues et une vitesse lente de développement s'accompagne d'une longévité supérieure.

Chez les femelles, on a donc des araignées à développement rapide avec un nombre de mues, un poids à maturité, une taille faibles et une longévité réduite s'opposant à des araignées à croissance lente avec un grand nombre de stades de développement, un poids à maturité élevé, une taille importante et une longévité maximum.

Le dimorphisme sexuel se caractérise pour les mâles, par un nombre de stades de développement inférieur (7 au lieu de 8 pour les femelles), une durée de développement plus rapide que celle des femelles (test Mann Whitney ; $n1 = 153$; $n2 = 202$; $p \leq 0.001$), un poids à maturité environ de moitié inférieur à celui des femelles et une longévité nettement plus courte que celle des femelles (tableau 12). Par contre, si l'ensemble des mâles a des tailles ne différant pas de celles des femelles, la taille des mâles est supérieure à celle des femelles ayant le même nombre de stades de développement. Enfin, le poids des mâles et des femelles, au moment de leur mort, est plus élevé lorsque leur longévité est plus courte.

1.3.2 - Reproduction

1.3.2.1 - Sex-ratio

L'identification des sexes n'est facile qu'après la mue imaginale. En effet, à ce stade les tarses des pédipalpes du mâle se sont individualisés en bulbes copulateurs à la structure complexe avec, en particulier l'apophyse caractéristique de l'espèce, alors qu'au stade précédent ils sont simplement renflés. Chez la femelle aussi, ce n'est qu'après la mue imaginale, que l'épigyne, pièce sclérifiée de l'appareil génital externe, présente une disposition spécifique.

Les effectifs de mâles et de femelles arrivés à maturité sexuelle dans trente trois lots, provenant de cocons distincts, sont présentés tableau 14.

Cocons	N	M	% survie	% mâles		Cocons	N	M	% survie	% mâles
1	20	10	50	60		18	10	3	33,3	33,3
2	20	20	100	45		19	10	9	90	55,6
3	20	9	45	55,6		20	10	4	40	75
4	20	8	40	62,5		21	10	7	70	85,7
5	20	17	85	52,9		22	10	9	90	66,7
6	20	1	5	0		23	15	5	33,3	60
7	20	10	50	50		24	10	4	40	75
8	20	7	35	71,4		25	15	7	46,7	42,9
9	20	17	85	70,6		26	25	10	90	90
10	10	7	70	57,1		27	20	9	45	55,6
11	10	8	80	62,5		28	20	5	25	60
12	20	12	60	50		29	15	10	66,7	40
13	10	5	50	80		30	30	21	70	42,9
14	40	27	67,5	51,9		31	30	21	70	61,9
15	20	12	60	50		32	30	21	70	57,1
16	10	3	30	100		33	15	15	100	55,3
17	10	2	20	100		total	585	335		

Tableau 14 : Pourcentage de survie et sex-ratio chez *Araneus suspicax*

Nombre d'individus, mis en élevage (N), à maturité sexuelle (M); **% survie** : pourcentage d'araignées à maturité sexuelle; **% mâles** : pourcentage de mâles matures.

La proportion de mâles sexuellement matures (médiane = 57.1%; ema = 13.4) diffère significativement de 50% (test binomial ; $z = 2.73$; $p \leq 0.0032$). En va-t-il de même dans les conditions naturelles ? La plus grande rapidité de développement des mâles augmente peut-être leurs chances d'atteindre la maturité sexuelle.

Mais, en élevage, la sex-ratio évolue avec l'âge : le nombre de mâles se réduit à la suite, d'une part de leur mortalité plus précoce et d'autre part, de la prédation des femelles s'exerçant sur les mâles au moment des rencontres sexuelles. Il est probable que dans le milieu naturel, la réduction du nombre de mâles mâtures soit supérieure à celle observée en élevage. En effet, dès leur dernière mue, les mâles ne construisent plus de toiles et ils sont alors tributaires des femelles qu'ils rencontrent et de leur toile pour se nourrir. Or, seules les immatures ou les femelles non fécondées acceptent la présence d'un mâle sur leur toile et dans leur retraite. La vie errante que mènent alors les mâles augmente sérieusement la probabilité de rencontrer des femelles fécondées et/ou d'autres araignées prédatrices. De façon générale, la prédation des araignées par les araignées n'est pas un phénomène marginal (Blandin & Célérier, 1981).

1.3.2.2 - L'accouplement

Le mâle et la femelle sont laissés ensemble quarante huit heures. L'accouplement a lieu dans les premières heures suivant leur mise en présence. Il se produit indifféremment de jour comme de nuit. Le comportement de cour est du type C (Robinson & Robinson, 1978 a; 1980). Le mâle construit un fil reliant la périphérie de la toile à un support. Il produit des vibrations complexes qui attirent la femelle à la périphérie de sa toile où a lieu l'accouplement. Dès qu'ils parviennent à l'état adulte, les mâles et les femelles sont féconds. Mais les mâles, avant de pouvoir s'accoupler, doivent construire une toile spermatique sur laquelle ils déposent leur sperme qu'ils transfèrent dans leurs organes copulateurs. Les deux sexes peuvent rester fertiles longtemps après leur mue imaginale. En effet, deux cas extrêmes ont été observés : une femelle et un mâle féconds, respectivement, 257 et 149 jours après leur mue imaginale.

Après l'accouplement, le mâle peut cohabiter avec la femelle dans sa retraite. Ainsi, sur dix couples, observés quotidiennement pendant dix jours consécutifs, six d'entre eux y cohabitent (durée médiane : 5 jours). Plus rarement, le mâle chasse la femelle de sa retraite et l'occupe (deux cas). Cette cohabitation s'observe fréquemment lorsque l'on met en présence un mâle mature et une femelle sub-adulte ou un mâle mature et un mâle sub-adulte (stade précédant la mue imaginale). Par contre, des animaux plus immatures réunis avec un mâle adulte sont dévorés. Cette tactique d'attente de la maturité sexuelle d'un sub-adulte par un mâle adulte, implique une "reconnaissance", non visuelle, des individus au pénultième stade, mais pas de leur sexe, bien que le renflement des pédipalpes indique la présence d'un mâle sub-adulte.

Le mâle adulte est, parfois, l'objet de prédation de la femelle adulte et vierge qui le dévore : 20 observations pour 151 appariements, soit une prédation dans 13,2 % des cas. Mais ce comportement prédateur des femelles vis à vis des mâles ne s'exprime qu'après la copulation, car sur vingt femelles dévoreuses, dix sept ont eu cependant une descendance. Les femelles ne semblent s'accoupler qu'une fois.

Le comportement constructeur de toile des femelles n'est généralement pas inhibé par la présence du mâle (si ce n'est la première nuit).

1.3.2.3 - Lieu de ponte

Les cocons sont pondus à l'intérieur de la retraite où ils sont superposés les uns aux autres. Le premier cocon pondu éclot, généralement, le jour ou le lendemain de la ponte du deuxième cocon soit environ onze jours (DI; tableau 17). Les jeunes quittent le premier cocon lorsque le troisième cocon est pondu. Ces cocons ne sont jamais détruits par la femelle, même lors d'une période prolongée sans nourriture. Par contre,

lorsqu'un cocon fraîchement pondu est enlevé de la retraite (pour être pesé par exemple) puis remis en place, il est dans tous les cas mâchonné par la femelle (10 observations). Des oeufs sont mangés, mais les oeufs restants peuvent éclore. Les femelles dévoreuses pondent dans leur retraite de nouveaux cocons qui se développeront normalement.

Les oeufs pondus par une femelle sont donc protégés du comportement d'oophagie de cette dernière par un phénomène d'inhibition.

1.3.2.4 - Réussite des accouplements

La réussite des accouplements est importante, cent vingt six femelles (sur cent cinquante et une présentées à un mâle, soit 83,4 %) ont produit une descendance fertile. Mais, l'âge du mâle et de la femelle lors de l'appariement sont très variables. Les partenaires des couples fertiles sont significativement plus jeunes que ceux des couples non fertiles (tableau 15).

	Couples féconds		Couples non féconds	
	femelles 1	mâles 1	femelles 2	mâles 2
Nombre	121	121	25	25
Moyenne	34,6	28,7	115,6	56
médiane	22	23	100	38

Mann Whitney f1/f2 : U = 2,69 ; p < 0,014; m1/m2 : U = 2,14 ; p < 0,020

Tableau 15 : Age des couples féconds et inféconds chez *A. suspicax*

La séparation des couples appariés en deux groupes (le premier comprend ceux dont le mâle et la femelle ont été réunis respectivement avant le 80ème jour et le 160ème jour après la dernière mue et le second, les couples plus âgés) met en évidence une proportion significative de couples non féconds pour le second groupe (tableau 16).

	Couples féconds	Couples non féconds	
Mâles < 80 et Femelles < 160 j	120	14	134
Mâles > 80 et Femelles > 160 j	6	11	17
	126	25	151

Chi carré = 28,3; p < 0,001

Tableau 16 : Fécondité et âge chez *A. suspicax*

Parmi les vingt cinq couples stériles, dix d'entre eux se classent dans le premier groupe (conditions favorables à l'accouplement). Dans quatre cas, les mâles n'ayant été accouplés qu'une seule fois, il est difficile de dire si cette stérilité est due à une incompatibilité comportementale ou physiologique de l'un des partenaires. Par contre, dans un cas, la stérilité de la femelle peut être avancée pour expliquer l'échec d'un couple car le mâle a formé des couples féconds avant et après cet échec. Pour les cinq observations restantes, la stérilité de deux mâles semble probable puisqu'ils n'ont fécondé aucune des cinq autres femelles avec lesquelles ils ont été appariés. En effet, un mâle peut féconder plusieurs femelles. Vingt-cinq mâles ont été ainsi accouplés avec au moins deux femelles vierges différentes avec succès; deux d'entre eux ont fécondé respectivement cinq femelles sur cinq et sept femelles sur neuf.

L'existence de mâles et de femelles stériles est donc mise en évidence.

Les frères et soeurs issus d'un même cocon forment des couples fertiles et la consanguinité des partenaires sexuels n'intervient pas, de façon significative, sur la fertilité des couples.

1.3.2.5 - Moment de la fécondation et intervalles entre les pontes

Après l'accouplement, les femelles pondent rapidement (N = 109; délai médian = 9 jours; ema = 3,6 j). Par contre, les femelles vierges, quand elles pondent, le font longtemps après leur mue imaginale (N = 24; délai médian = 100 j; ema = 18,5 j).

Une fécondation précoce après la mue imaginale favorise la ponte d'un grand nombre de cocons (test Kendall : n = 113; p < 0,05).

L'intervalle séparant deux pontes successives est supérieur chez les femelles vierges à celui des femelles fécondées (tableau 17). Il augmente avec le poids à maturité (test Kendall : n = 116; p < 0,01), mais surtout avec l'âge à maturité sexuelle (test Kendall : n = 116, p < 0,001).

Femelles vierges N = 24

	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	115	351	263	354	104	31	2	274
ve	50-199	272-487	81-93	186-643	52-149	10-71	0-5	126-362

Femelles appariées sans descendance N = 13

	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	118	260	504	296	70	15	3,5	
ve	99-158	161-332	150-1411	145-382	14-163	8-56	0-14	

Femelles fécondées N = 119

	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	108	211	1176	288	31	11	11	155
ve	6-204	121-539	38-2321	55-1108	6-148	7-44	0-19	85-273

Tableau 17 : Caractéristiques des femelles d'*Araneus suspicax* en fonction de leur état physiologique

P C : poids médian (mg) d'un cocon; **P F**: poids médian des femelles après la ponte d'un cocon; **P T** : poids total médian des cocons pondus par une femelle; **P m** : poids médian de femelles au moment de la mort; **I F** : intervalle (jours) séparant la mue imaginale de la première ponte (celui-ci dépend du moment de fécondation pour les femelles fécondées); **D I** : durée médiane entre deux pontes consécutives; **N C** : nombre médian de cocons; **N O** : nombre médian d'oeufs pondus par cocon. **m** = médiane; **v e** = valeurs extrêmes.

La copulation a donc un effet sur le déclenchement de l'ovogénèse et sur le nombre de cocons pondus par une femelle.

1.3.2.6 - Nombre de cocons pondus par une femelle

Chaque femelle pond un nombre variable de cocons. Les femelles matures récoltées en milieu naturel sont fertiles et pondent un nombre de cocons ne différant pas de celui des femelles élevées au laboratoire.

Les femelles vierges peuvent aussi pondre des cocons mais avec une fréquence plus faible que celle des femelles mises en présence d'un mâle mais sans descendance fertile. Ces dernières ont, elles-mêmes, une fréquence de ponte inférieure à celle des femelles fécondées (tableau 17 et figure 7).

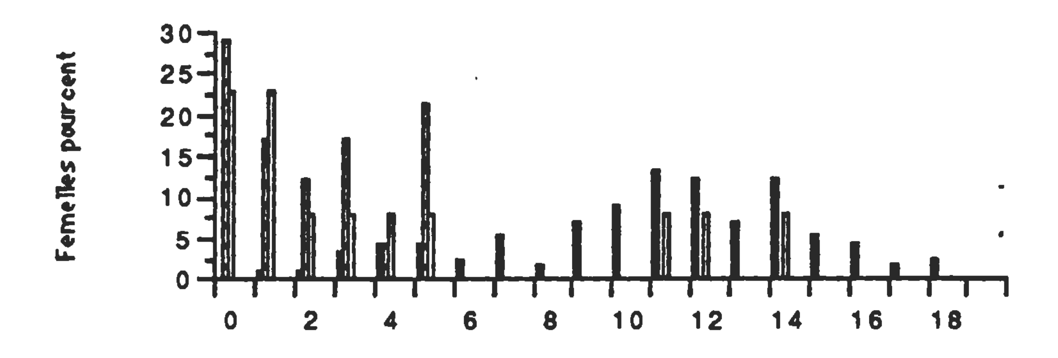


Figure 7 : Distribution des femelles d'*Araneus suspicax* en fonction du nombre de cocons pondus

Noir : femelles fécondées n = 119; **Blanc** : femelles appariées sans descendance n = 13; **pointillés** : femelles vierges n = 24.

Les femelles fécondées à développement rapide pondent plus souvent que les femelles à développement lent (test Kendall : n = 120; p = 0,014).

1.3.2.7 - Poids de la soie et poids du cocon

La soie du cocon

La soie représente 6,1 % (ema = 2,92) chez les femelles vierges et 4,3 % (ema = 0,98) de la masse totale du cocon chez les femelles fécondées. Chez ces dernières le poids de la soie augmente avec le poids du cocon (Kendall; N = 365; p < 0,001). Cette corrélation pourrait indiquer l'existence d'une régulation de la production de soie en fonction de la masse des oeufs, régulation nécessaire dans le cadre de l'hypohèse d'une fonction protectrice de la soie du cocon.

Poids du cocon

Le poids médian des cocons pondus par une femelle est en corrélation positive avec son poids (Kendall; n = 118; p = 0,002) et avec sa taille à la mue imaginale (Kendall; n = 110; p < 0,001). Le poids médian des cocons d'une femelle fécondée est inférieur à celui d'une femelle vierge (Mann-Whitney : n1 = 10; n2 = 119; p = 0,008).

Il n'y a pas de relation entre le poids d'un cocon et son ordre de ponte. Cependant, chez les femelles fécondées, le premier ou un des premiers cocons pondus peut être plus lourd que la femelle pesée immédiatement après la ponte (N = 74 femelles; premier cocon plus lourd : 19% des femelles; un des premiers cocons plus lourds : 31% des femelles). Les derniers cocons, au contraire, sont généralement parmi les plus légers.

L'effort de reproduction est défini comme étant la proportion des ressources dévolue à la reproduction (Stearns, 1976). Son estimation précise est difficile. Chez les araignées, diverses estimations ont été utilisées (Enders, 1976; Anderson, 1978; Eberhard, 1979; Workman, 1979). Nous avons calculé les indices d'Eberhard et de Workman.

- L'indice d'Eberhard (1979) est le pourcentage du rapport de la production journalière d'oeufs ramenée au poids de la femelle après la ponte (tableau 18). Ce pourcentage a été calculé pour chacun des cocons pondus par vingt femelles fécondées. Les valeurs extrêmes de ce pourcentage varient de 1,3%/jour à 15,3%/jour. Il est d'autant plus élevé que le délai séparant deux cocons est plus court (tableau 18). Les cocons les

plus lourds sont donc produits plus rapidement que les cocons plus légers. Dans nos conditions, seule l'alimentation peut varier, il nous faut donc admettre que l'intervalle de temps séparant deux pontes est fonction de la richesse de l'alimentation de la femelle. Ceci est confirmé par la longueur inhabituelle des intervalles séparant deux pontes pendant les vacances d'été, période au cours de laquelle l'alimentation est fortement réduite.

N	DI	PŒ/J	%Œ	C (DI/%Œ)	N	DI	PŒ/J	%Œ	C (DI/%Œ)
14	10	16,4	5,6	z = -2,16 *	8	10,5	5,35	3,95	S = 6 NS
13	7	12,3	5,9	z = -2,1 *	9	13	6,4	3,6	S = 26 *
13	8	12,8	7,3	z = -3,2 *	11	7	11,9	9	z = -1,83 *
14	10,5	11,2	5,7	z = -3,15 *	10	10,5	15,9	5,8	S =35 *
13	9	12,5	7,1	z = -2,35 *	10	10,5	9,65	5,1	S = 18 NS
15	9	10,1	5,1	z = -3,1 *	11	14	7,2	4,8	z = -2,61 *
11	13	8	4,4	z = -0,7 NS	15	9	12,3	5,9	z = -2,36 *
10	15	7,3	3,75	S = 7 NS	15	9	16,3	6,2	z = -2,23 *
10	11	15,5	5,7	S = 37 *	7	12	10,4	4,7	S = 3 NS
10	11,5	9,5	4	S = 12 NS	13	7	19	6,8	z = -3,45 *

Tableau 18 : Pourcentage journalier de production des oeufs chez *A. suspicax*
N = nombre de cocons pondus par une femelle; **DI** = médiane du délai séparant deux cocons successifs; **PŒ/J** = poids d'oeufs, en mg, produit par jour; **%Œ** = pourcentage journalier de production d'oeufs ramené au poids de la femelle; **C (DI/%Œ)** = corrélation de Kendall entre le délai et le pourcentage; **S** : statistique utilisée lorsque les échantillons sont faibles; * : $p < 0{,}05$; **NS** : non significatif au seuil 0,05.

- L'indice défini par Workman (1979) est le rapport du poids frais du premier cocon pondu (PC) à celui de la femelle après la ponte (PF). Nous avons calculé ce rapport pour chacun des cocons d'une femelle et nous avons considéré la médiane des rapports pour une femelle donnée. La médiane varie de 0,26 à 0,96 pour les femelles fécondées (n = 74; m = 0,56; ema = 0,1) et de 0,14 à 0,48 pour les femelles vierges (n = 15; m = 0,35; ema = 0,1). Cependant, il semble préférable de définir l'effort de reproduction d'après le nombre total d'oeufs qu'une femelle peut pondre (Blandin & Célérier, 1981). Le poids total d'oeufs pondus par une femelle (PT) est une approximation du nombre total d'oeufs. Ce poids médian pour les femelles fécondées est environ 8 fois supérieur au poids médian de ces femelles à la mue imaginale (mais il peut être multiplié jusqu'à 16 fois).

L'effort de reproduction de cette espèce est important.

1.3.2.8 - Nombre d'oeufs et poids des jeunes

Nombre d'oeufs

Le nombre d'oeufs dans un cocon est extrêmement variable d'une femelle à l'autre et d'un cocon à l'autre pour une même femelle (N = 282; nombre médian = 158,5; valeurs extrêmes : 33 à 536).

Ce nombre d'oeufs par ponte croît avec le poids des cocons (Kendall; N = 282; $p < 0{,}001$). Il est supérieur dans les cocons pondus par les femelles vierges à celui des cocons pondus par des femelles fécondées (MW; N1 = 10; N2 = 113; $p < 0{,}001$). Et, pour une femelle donnée, ce nombre est maximum pour les premiers cocons et minimum pour les derniers.

Les oeufs d'un cocon d'une femelle fertile peuvent ne pas éclore du tout ou seulement partiellement. Dans la majorité des cas, il y a quelques oeufs non éclos (de l'ordre de 30 %). Certains de ces oeufs n'ont pas dû être fécondés, car ils ne présentent pas de développement embryonnaire. Il n'y a pas de corrélation significative entre le nombre total d'oeufs et le nombre d'oeufs non éclos. Par contre, l'humidité ambiante est un facteur déterminant. En effet, au cours des vacances d'été l'humidité n'est pas

maintenue et aucun des cocons pondus pendant cette période n'éclôt. L'éclosion dépend prioritairement des conditions dans lesquelles se développent les oeufs, même si un petit nombre d'oeufs n'est pas fécondé.

Poids des jeunes à l'éclosion

Ce poids varie beaucoup d'un cocon à l'autre, que les cocons soient pondus par la même femelle ou non. Il est compris entre 0,51 mg et 0,97 mg avec une valeur médiane de 0,60 mg pour 384 cocons. Il est lié au poids du cocon (Kendall; N= 384; $p < 0{,}001$), qui est, lui-même, d'autant plus élevé que la taille et la durée du développement des femelles sont plus importantes.

Le poids des jeunes issus des femelles à développement lent est donc supérieur à celui des jeunes issus des femelles à développement rapide.

1.3.2.9 - Conclusion

La sex-ratio, à l'âge adulte, est favorable aux mâles. Puis, elle s'inverse lentement sous l'effet de la prédation par les femelles (réduit) et d'une longévité des mâles faible par rapport à celle des femelles.

Les mâles peuvent féconder plusieurs femelles, et la réussite des accouplements est importante. La fertilité des mâles, comme celle des femelles, diminue avec l'âge. Certains mâles, comme certaines femelles, peuvent être stériles. Les frères et soeurs d'un même cocon forment des couples fertiles.

Le moment de la fécondation (MF) est important. En effet, les femelles fécondées tardivement après leur mue imaginale ont un nombre de cocons réduit et un intervalle entre cocons successifs augmenté.

Les femelles vierges peuvent pondre des cocons, mais moins fréquemment que les femelles fécondées. Deux facteurs expliquent cette différence : une latence élevée entre la mue imaginale et la première ponte et un intervalle élevé entre deux cocons successifs chez les femelles vierges. Certaines femelles appariées n'ont pas de descendance fertile et pondent, comme les femelles vierges, un petit nombre de cocons. Cependant, le délai séparant la dernière mue et la première ponte est réduit ainsi que l'intervalle séparant deux cocons, par rapport aux femelles vierges. La mise en présence d'un mâle et d'une femelle, même si elle ne se traduit pas par une fécondation, entraîne une modification du comportement de ponte de la femelle. Les femelles vierges ont un poids au moment de la mort supérieur à celui des autres femelles, car elles consacrent moins de leur gain de poids au cocon pondu que les femelles fécondées.

Chez les femelles fécondées, l'intervalle séparant la ponte de deux cocons diminue lorsque l'alimentation des femelles est plus riche. Nous pouvons nous demander si les intervalles élevés entre deux pontes d'une femelle vierge ne sont pas la conséquence d'une réduction de la prise alimentaire chez les femelles vierges.

Les femelles fécondées pondent plusieurs cocons périodiquement. Les premiers cocons sont généralement les plus gros et les derniers les plus petits. Il n'est pas possible de mettre en évidence une relation entre la taille des cocons et leur numéro d'ordre. Les derniers cocons pondus peuvent ne contenir aucun oeuf et surtout, un nombre important de femelles survit longtemps après la ponte de leur dernier cocon. Ces femelles n'acceptent pas, cependant, de nouvelles copulations.

Les femelles à développement rapide (NJ faible) pondent un plus grand nombre de cocons (NC) du fait d'une durée interponte (DI) moindre que les femelles à développement lent. Mais ces dernières font des cocons plus gros avec un plus grand nombre d'oeufs (NO) et des jeunes plus lourds (PJ) et conservent un poids après la ponte (PF) important (Figure 8). Le moment de fécondation (MF) est important. En effet, les femelles fécondées tardivement après leur mue imaginale ont un nombre de cocons réduit et un intervalle entre cocons successifs augmenté.

Tous ces éléments nous amènent à émettre l'hypothèse que le développement lent des femelles est une adaptation facilitant le passage de la mauvaise saison à leur descendance. En effet, leurs cocons contiennent un nombre important d'oeufs et des oeufs plus gros , donc plus riches en vitellus. Ces deux facteurs facilitent la survie d'un certain nombre de jeunes en limitant les risques de la période d'hibernation.

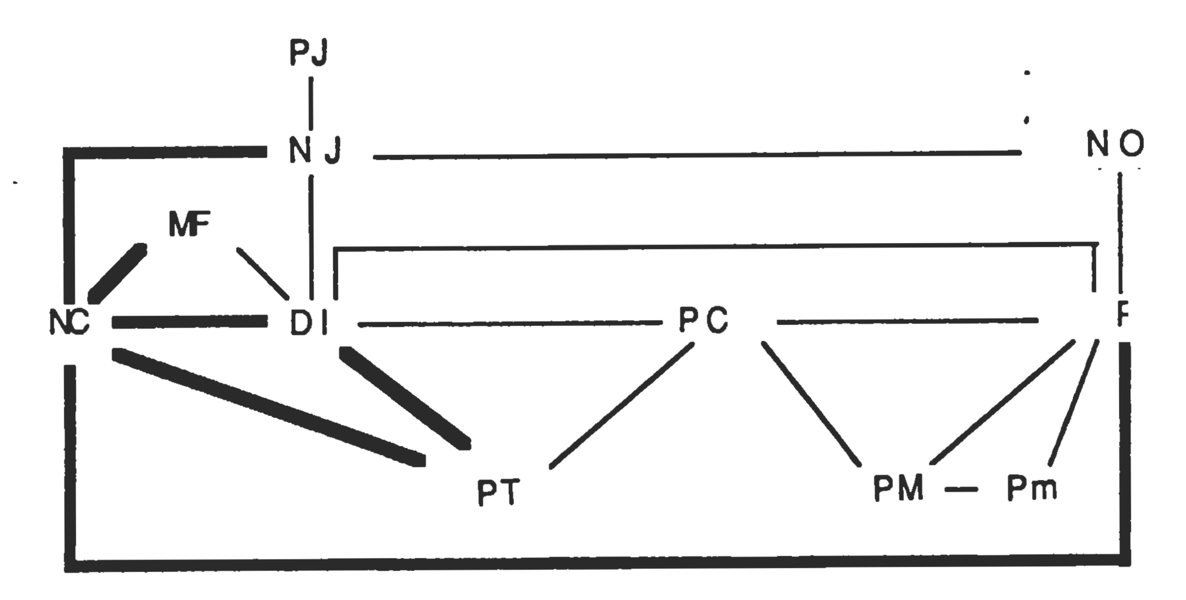


Figure 8 : Corrélations entre les différents paramètres du développement et de la reproduction chez les femelles fécondées d'*Araneus suspicax*
Seules les corrélations significatives au seuil 0,001 sont présentées. En traits fins : corrélations positives; en traits épais : corrélations négatives. **PJ** : poids médian des jeunes pondus par une femelle; **NJ** : durée du développement entre l'éclosion et la mue imaginale; **NO** : nombre médian d'oeufs pondus par cocon pour une femelle donnée; **MF** : intervalle séparant la mue imaginale d'une femelle et l'appariement avec un mâle; **NC** : nombre de cocons pondus par une femelle; **DI** : intervalle médian séparant deux cocons successifs d'une femelle; **PC** : poids médian des cocons d'une femelle; **PF** : poids médian d'une femelle après la ponte; **PT** : poids total des cocons pondus par une femelle; **PM** : poids à maturité sexuelle; **Pm** : poids au moment de la mort.

1.3.3 - Discussion

L'isolement, au laboratoire, des jeunes araignées, qui vivent normalement groupées dans le cocon, affecte leur développement ultérieur :

- La mortalité de ces animaux est forte au cours du stade J2. Burch (1979) a obtenu des résultats comparables chez une autre *Argiopidae* "solitaire" *Araneus diadematus*. Dans les élevages, une telle mortalité au cours du premier stade hors du cocon est fréquemment observée. Elle est attribuée à une sensibilité importante des jeunes araignées aux variations environnementales (Dresco-Derouet, 1973), ainsi qu'au facteur alimentaire, quantité et qualité (Célérier, 1971). L'influence de ce dernier facteur a été avancée pour expliquer une mortalité élevée aux stades 4 et 5 chez certaines espèces (Jones, 1941; Miyashita, 1968; Célérier, 1971; Dresco-Derouet, 1973; Bonaric, 1974; 1980). Dans notre élevage d'*Araneus suspicax*, cette mortalité plus tardive n'est constatée que chez les araignées ayant eu une période grégaire et non chez les araignées isolées, bien que ces deux groupes aient le même régime alimentaire. L'isolement précoce ne permet la survie que des individus les plus vigoureux, qui ont, alors, des chances de survie jusqu'à la maturité plus élevées que les individus groupés. Mais, en milieu naturel, l'isolement précoce ne peut être qu'accidentel. Dans ce cas, les jeunes araignées se trouvent dans des

conditions beaucoup plus défavorables que celles du laboratoire, ce qui doit fortement diminuer leurs chances de survie pendant cette période de maturation au cours de laquelle elles ne peuvent ni construire un abri et limiter les influences des variations environnementales, ni construire une toile individuelle et donc se nourrir.

- Parallèlement, la durée du développement des araignées isolées, indépendamment du sexe, est plus courte que celle des araignées avec période grégaire et leur longévité moindre. Or le métabolisme des juvéniles augmente fortement après l'essaimage (Jackson, 1978). Nous pouvons penser que cette activation du métabolisme est liée au mode de vie (isolé ou groupé) et explique le développement plus rapide des animaux isolés et facilite l'expression précoce du comportement constructeur.

Les conditions de vie grégaire, en limitant les risques d'une vie individuelle au cours des premiers stades de développement, permettent à la différenciation du système nerveux central de se terminer. Les nombreux contacts entre individus facilitent, peut-être, la mise en place des comportements complexes nécessaires à la vie individuelle (construction d'une toile individuelle, délimitation d'un territoire, reconnaissance spécifique et limitation de la compétition intra-spécifique, reconnaissance mutuelle des individus des deux sexes).

Cette période de la vie des araignées mériterait une étude comparative détaillée entre la mise en place des comportements et la différenciation du système nerveux central. Il n'existe, en effet, que deux études reliant les modifications du comportement et le développement de l'intégration des différentes parties du SNC (Meier, 1967 et Babu, 1975). Meier a montré que chez *Araneus cornutus*, le système nerveux central ne contient à l'éclosion que des neuroblastes indifférenciés. Babu, chez *Argiope aurantia*, a souligné la corrélation entre l'émergence du comportement constructeur de toile et la différenciation du corps central, principal centre moteur et d'association.

L'élevage d'*Araneus suspicax* nous a permis de distinguer des individus à développement rapide (nombre de mues, poids à maturité sexuelle, taille et longévité réduits) qui s'opposent à des individus à croissance lente. Ces différences entre les individus d'un cocon élevés dans des conditions identiques s'observent dans la famille des *Argiopidae* (*Zygiella* : Le Guelte, 1966; *Gasteracantha* : Emerit, 1968; *Araneus diadematus* : Reed et Witt, 1972; Ramousse, 1973) comme dans d'autres familles (Dresco-Derouet, 1960; Vachon, 1965; Whitcomb et col., 1966; Levy, 1970; Célérier, 1971; Bonaric, 1974, 1980). Les mâles à croissance rapide d'*Araneus diadematus* ont une longévité réduite et une fréquence de construction de toile, une consommation alimentaire, une vitesse de croissance pondérale et linéaire supérieures à celles des mâles à développement lent (Ramousse, 1973). Chez certaines espèces de *Lycosidae*, des individus présentent deux vitesses de développement, mais chez d'autres espèces, ni le poids atteint à la mue imaginale ni le nombre de mues ne varient avec la vitesse de développement (Blandin et Célérier, 1981). Par contre, chez *Linyphia*, les premières femelles matures ont une taille supérieure à celle des femelles qui deviennent adultes plus tardivement (Wise, 1976). Dans des conditions identiques d'élevage, l'intervention de facteurs internes d'origine métabolique, hormonale ou génétique a été postulée (Levy, 1970; Bonaric, 1980; Wise, 1976). Un facteur peut être déterminant pour le nombre de stades ou la durée du développement chez une espèce mais pas chez une autre. Il n'est pas possible actuellement de dégager une loi générale sur le déterminisme de la variabilité du développement des araignées.

Le dimorphisme sexuel est peu marqué chez *Araneus suspicax*, l'allométrie est faible si ce n'est pour les pattes des mâles qui sont plus longues que celles des femelles ayant le même nombre de stades de développement. Les femelles ont une durée de développement plus importante que celle des mâles et un poids à maturité sexuelle double de celui des mâles. Généralement, les mâles ont les pattes plus longues que celles des femelles, comme chez *Zygiella*, par exemple, (Le Guelte, 1966), mais la situation inverse se rencontre chez *Nephila*, où les mâles ont toujours une taille inférieure à celle des femelles (Vollrath, 1980).

Nous avons observé que les femelles ne sont réceptives qu'une seule fois, et que les réserves spermatiques emmagasinées permettent la ponte d'un nombre médian de onze cocons. Cette non-réceptivité des femelles après la fécondation assure de fait la priorité spermatique au mâle fécondateur. Pourtant, Austad (1982) rapporte des observations contradictoires de femelles d'*Argiopidae* réceptives à plusieurs mâles, telles que *Nephila clavipes* et *N. maculata*, *Argiope sp.* et en particulier des *Araneus* du groupe *cornutus* (auquel appartient *Araneus suspicax*). Cependant, chez *Argiope argentata* et *Argiope sp.* le réceptacle séminal des femelles fécondées est obstrué par l'élément apical du pédipalpe du mâle, cassé au cours de la copulation, fixé par une masse granuleuse (Abalos et col., 1963). Ce bouchon copulatoire empêcherait toute copulation ultérieure de la femelle. Et la perte de cet élément apical par le mâle le rendrait incapable de nouvelles fécondations. Cette observation a été confirmée chez *Nephila madagascariensis* et *Araneus angulatus* par Wiehle (1967). Or, en ce qui concerne *Araneus suspicax*, nous avons observé que plusieurs mâles ont fécondé successivement différentes femelles. Donc, chez *Araneus suspicax*, la copulation prévient toute nouvelle copulation de la femelle mais pas du mâle. Le réceptacle séminal des femelles doit être obstrué par un bouchon copulatoire mais qui ne comprend pas l'élément apical du pédipalpe du mâle.

Enfin, Austad (1982) affirme qu'aucun cas de stérilité des mâles n'a été signalé chez les araignées. Nous avons montré que la fertilité d'un couple dépend de l'âge des partenaires. Lorsque l'un des membres du couple est âgé, la probabilité pour ce couple d'avoir une descendance diminue. Mais parmi les couples formés de partenaires jeunes, plusieurs femelles appariées avec le même mâle restaient inféconds d'une part et, d'autre part, des mâles, ayant formé des couples féconds, en formaient d'autres inféconds. L'hypothèse de l'existence de femelles et de mâles stériles peut être retenue.

L'effort de reproduction a été estimé grâce à divers indices chez les araignées (Enders, 1976; Anderson, 1978; Workman, 1979; Eberhard, 1979; Blandin et Célérier, 1984). L'indice de Workman est de 0,56 chez *Araneus suspicax*. Cette valeur se situe dans le bas de la gamme du même indice mesuré chez les *Lycosidae* (0,48 à 1,68 suivant les espèces; Blandin et Célérier, 1981). Le pourcentage journalier de production des oeufs chez *Araneus suspicax* est 5,65%. Cette valeur est comparable à celles obtenues, dans la nature, chez des araignées orbitèles tropicales (5,3-11,1%/j; Eberhard, 1979). Comme chez ces espèces, l'effort de reproduction augmente chez *A. suspicax* avec la richesse de l'alimentation : le pourcentage journalier de production d'oeufs s'accroît lorsque le délai séparant deux cocons diminue. Ainsi, cette valeur, mesurée chez des araignées orbitèles, est toujours supérieure à celle d' araignées construisant des toiles en nappes, supportant l'hypothèse que ces dernières sont des pièges moins efficaces que les toiles "géométriques" (Eberhard, 1979). Mais les données d'élevage doivent être considérées avec prudence car le nombre de pontes, le nombre d'oeufs par ponte et le poids des oeufs produits par une femelle en captivité peuvent être différents de ceux d'une femelle observée dans la nature. La variabilité des caractéristiques de la reproduction est le résultat de l'interaction de facteurs génétique et environnementaux (température, humidité, qualité et/ou quantité de la nourriture; voir Blandin et Célérier, 1981). Anderson (1978) démontre qu'aucun indice simple ne permet d'apprécier la quantité d'énergie investie dans la reproduction. Il suggère de prendre en compte de nombreux paramètres comme la taille d'un cocon, le nombre de cocons pondus par une femelle, la taille de la femelle et son métabolisme, le poids d'un oeuf et son contenu énergétique. Le poids total des oeufs pondus par une femelle constitue un indice intéressant, mais il ne peut être obtenu qu'en élevage. Chez *Araneus suspicax*, ce poids atteint, le plus souvent, huit fois le poids de la femelle à la mue imaginale, et souligne l'importance du taux de reproduction de cette espèce.

Dans nos conditions d'élevage (maintien d'une alimentation à peu près constante), le poids des cocons pondus par une femelle varie d'un cocon à l'autre. Néanmoins, les premiers cocons pondus sont plus gros et ont un nombre plus important d'oeufs que les derniers cocons. Une telle diminution du nombre d'oeufs dans les derniers cocons pondus

par une femelle a été observée chez de nombreuses espèces d'araignées aussi bien dans le milieu naturel qu'en élevage. Chez les *Argiopidae*, *Nephila maculata* en élevage (Bonnet, 1930) et *Nephila clavipes* en milieu naturel (Christenson et col., 1979) présentent toutes deux une variation saisonnière du nombre d'oeufs. Ce fait a été interprété comme étant dû à la réduction de la prise alimentaire liée à une diminution des proies potentielles en fin de saison dans les zones tempérées. En effet, en zone tropicale (climat et nombre de proies relativement stables), Eberhard (1979) n'a pu mettre en évidence une telle décroissance du nombre d'oeufs avec les cocons successifs chez des *Argiopidae* dans le milieu naturel. Mais ce facteur alimentaire peut n'être pas seul en cause. Starks (1972) puis Jackson (1978) ont émis l'hypothèse qu'une augmentation de l'âge de la femelle s'accompagnerait, d'une diminution de la viabilité des gamètes (en particulier, le stock d'ovocytes s'épuise en raison d'une dégénérescence des ovocytes avec l'âge; Babin, cité dans *La Recherche*, 1987) et/ou, d'une déplétion des réserves spermatiques de la femelle. Ces phénomènes liés à l'âge de la femelle expliquent la diminution, observée ici, du nombre d'oeufs produits par une femelle vieillissante. Ceci est d'autant plus vraisemblable que les femelles d'*Araneus suspicax* n'acceptent qu'une seule rencontre avec un mâle et que les derniers cocons de certaines sont réduits aux enveloppes soyeuses. Mais, la descendance d'une femelle dépend, aussi, de l'importance des réserves spermatiques accumulées par celle-ci lors de la copulation, donc des capacités du mâle.

Chez *Araneus suspicax*, les femelles à développement lent sont plus grosses, leurs cocons et leurs jeunes sont plus lourds que ceux des femelles à croissance rapide. Ces femelles à développement lent et leurs jeunes peuvent donc résister plus longtemps que d'autres à des conditions défavorables. Or, chez une espèce voisine, *Araneus cornutus*, Kirchner (1965) a montré que ces araignées hibernaient à tout âge dans des tiges de phragmites, grâce à une bonne résistance au froid et grâce à l'énergie provenant de la dégradation des graisses. De plus, les femelles des espèces pondant en fin de saison ont des oeufs ayant une valeur énergétique supérieure à celle des oeufs produits en début de saison (Anderson, 1978). Enfin, d'après Schaefer (1977) l'hibernation à différents stades du développement (juvéniles ou adultes) est plus fréquente en zone tempérée que l'hibernation au stade oeuf (représentant seulement 7% des espèces). Le développement lent de certaines femelles pourrait correspondre à une adaptation de ces femelles et de leur descendance au passage de la mauvaise saison.

1.4 - Comparaison interspécifique et discussion

A *Araneus suspicax*, nous comparons *Araneus sclopetarius*, *Araneus folium* et *Araneus umbraticus*, comme nous l'avons indiqué plus haut. La description de ces trois espèces, très voisines de la précédente, portera sur des critères relatifs à leur biologie générale et à leur comportement. Au risque de paraître nous répéter, nous avons adopté le même plan que plus haut, en concentrant les données dans des tableaux comparatifs, afin de mieux faire ressortir leurs ressemblances ou leurs différences. Ces quatre espèces ont été élevées au laboratoire dans les mêmes conditions à partir des oeufs.

1.4.1 - Réussite des élevages

Le nombre d'adultes obtenus à partir de juvéniles séparés après l'éclosion varie avec le cocon d'origine pour une espèce donnée et d'une espèce à l'autre. Les pourcentages, les plus élevés, d'individus ayant atteint la maturité sexuelle s'observent chez *Araneus sclopetarius*, *A. folium* et chez *A. suspicax* , et les plus faibles chez *A. umbraticus* (tableau 19). Dans toutes nos expériences, les araignées sont mises en élevage

avant l'expression du cannibalisme, contrairement à la plupart des auteurs qui n'ont séparé les jeunes que plus tard, quand leur masse était plus élevée. La réussite des élevages ne diffère pas, que les individus aient été séparés immédiatement après l'éclosion ou seulement après la dispersion, sauf pour *A. folium*. Chez cette espèce, la mortalité est plus élevée lorsque les araignées sont séparées dès l'éclosion. Or les jeunes de cette espèce ont les poids les plus faibles à l'éclosion.

Espèce		A. suspicax	A. folium	A. sclopetarius	A. umbraticus
isolement à	effectif	365	285	73	130
l'éclosion	adultes	125M - 94F	48M - 58F	17M - 18F	30M - 29F
	% réussite	60	37,2	47,9	45,4
isolement à	effectif	280	112	139	204
la dispersion	adultes	79M - 80F	23M - 47F	43M - 47F	46M - 47F
	% réussite	56,8	62,5	64,7	45,6

Tableau 19 : Réussite des élevages de juvéniles nés en élevage chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*
M : mâles; F : femelles.

Il y a deux périodes au cours desquelles la mortalité est importante : le stade 3, qui constitue la charnière entre un mode de vie grégaire et un mode de vie solitaire, et les stades 6 et 7, derniers stades du développement. Chez toutes les espèces, les juvéniles isolés dès l'éclosion meurent surtout au cours de la première période alors que ceux séparés après la dispersion ont une mortalité plus tardive (tableau 20).

	A. suspicax		A. folium		A. sclopetarius		A. umbraticus	
	E	D	E	D	E	D	E	D
< S3	104	58	120	17	22	17	41	30
> S3	42	63	59	42	16	32	20	75

ddl = 1; Cc = 14,1; p < 0,001; Cc = 9,09; p < 0,01; Cc = 3,81; ns; Cc = 21,9; p < 0,001

Tableau 20 : Mortalité des juvéniles chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*
IE : les juvéniles sont isolés dès l'éclosion; ID : les juvéniles sont séparés après la dispersion; < S 3 : mortalité des jeunes araignées jusqu'au stade 3; > S 3 : mortalité intervenant après le stade 3. Cc = Chi carré. ns : non significatif au seuil 0,05. Le Chi carré au seuil 0,05 est égal à 3,84.

Ces "stades critiques", marqués par une mortalité importante, ont été mis en évidence chez de nombreuses espèces élevées en captivité, mais leur existence en milieu naturel reste inconnue (revue de la question : Blandin et Célérier, 1981).

Le premier "stade critique" caractérise la période de rupture entre la vie grégaire et la vie individuelle. La perte de l'autonomie trophique est compensée par l'acquisition de l'autonomie locomotrice et de la capacité à construire des pièges individuels. Cependant, l'essaimage, la recherche d'un espace pour construire, la construction de toiles et la capture de proies sont autant d'événements qui multiplent les risques encourus par les juvéniles. Le stade 3 est le plus long, cette durée importante souligne les difficultés rencontrées par les juvéniles pour se développer. Le poids des individus à l'éclosion et donc leurs réserves vitellines est déterminant. Ainsi, *Araneus folium* présente une forte mortalité à ce stade. Elle pourrait être attribuée au faible poids de ces araignées à l'éclosion limitant leurs possibilités de résistance ainsi qu'à leur capacité limitée à capturer les proies fournies. Il faut souligner que cette mortalité doit être beaucoup plus importante dans la nature pour les araignées isolées précocement. Nous avons constaté, par exemple, que les *post-pulli* et les jeunes J2 se noyaient fréquemment au contact d'une goutte d'eau.

Le second "stade critique", qui se manifeste chez quelques espèces, semble correspondre à un régime alimentaire déséquilibré, apport unique de Drosophiles par exemple (Cérérier, 1971; Blandin et Célérier, 1981). Chez ces espèces un apport de proies

diversifiées (Drosophiles, Calliphorides et Grillons) permet un développement complet des araignées. Dresco-Derouet (1973b) émet l'hypothèse que la forte mortalité observée au cours de l'élevage d'*Avicularia avicularia* (*Theraphosidae*) correspond à des modifications du métabolisme des araignées nécessitant un apport plus diversifié de protides. Chez les espèces que nous avons élevées, la mortalité est plus importante au cours des derniers stades chez les araignées mises en élevage après le moment de la dispersion alors qu'elle est supérieure au cours des premiers stades chez les individus séparés précocement. La survie à maturité sexuelle est comparable dans les deux situations. Ce dernier point doit être un artéfact dû aux soins accordés aux araignées isolées précocement, au laboratoire. Il souligne néanmoins, l'importance des qualités individuelles nécessaires à la survie des jeunes araignées, celles-ci ne pouvant atteindre le poids critique pour muer. La mortalité tardive se caractérise par le fait que les araignées qui semblaient se développer normalement, ne sont plus capables, aux stades 6 et 7 de grossir suffisamment. Elles meurent à la suite d'une mue, faute de pouvoir se dégager totalement de leur exuvie. La mauvaise adaptation de la taille des proies fournies paraît être en cause : les drosophiles n'ont plus une valeur nutritive suffisante et les mouches sont encore difficiles à capturer. Seuls les animaux les plus vigoureux survivent à ces conditions. Dans la nature, la probabilité de capturer des proies de taille adéquate doit être plus importante. Toutes ces considérations expliquent que dans nos conditions d'élevage, l'isolement précoce ne se traduit que par une anticipation de l'élimination des individus les moins vigoureux. Ceci est confirmé par le fait que les juvéniles d'un cocon séparés tardivement et qui ont pu pratiquer le cannibalisme, parviennent presque tous à maturité (Blandin et Célérier, 1981).

L'histoire précoce des individus influe donc sur leur développement ultérieur.

1.4.2 - Développement et durée de vie

1.4.2.1 - Développement embryonnaire

Les oeufs des espèces étudiées sont pondus collés les uns aux autres. Observée au microscope électronique à balayage, leur surface est couverte de sphères de tailles différentes (Figure 42; de 1,05 µm à 4,47 µm avec une moyenne de 1,8 µm). La présence de sphères sur les oeufs a été observée chez dix-huit espèces appartenant à dix familles différentes (Grim et Slobodchikoff, 1982). Austin et Anderson (1978) ont émis l'hypothèse que ces sphères jouaient le rôle de colle, car l'albumine observée au microscope électronique à balayage se présente sous forme de sphères de taille variable.

L'agrégation des oeufs est une protection contre la dispersion des oeufs en cas de déchirure des enveloppes soyeuses, et le contact étroit des oeufs doit entraîner la synchronisation comportementale permettant leur séparation et la libération des juvéniles à l'éclosion. Nous avons d'ailleurs pu observer des cocons dont seulement quelques juvéniles avaient éclos; ils étaient incapables de se libérer de la masse des oeufs non éclos.

Dans les mêmes conditions environnementales, les oeufs des quatre espèces se développent à la même vitesse. Comme chez *Araneus suspicax*, une exposition au froid des cocons retarde le développement embryonnaire d'une durée équivalente à celle de l'exposition (Dm; tableaux 7 et 21). Ce retard du développement des oeufs, lié au froid, entraîne la synchronisation des éclosions avec les périodes favorables au développement des araignées. Par contre, la diminution du nombre de jeunes éclos avec l'augmentation de la période froide n'est significative, comme chez *A. suspicax*, que chez *A. sclopetarius* et *A. folium* (E; figure 9 et tableau 21). Elle ne devient importante qu'à partir d'une durée d'exposition au froid supérieure à dix jours. De plus, chez *A. umbraticus*, les taux d'éclosion après dix jours d'exposition au froid restent nettement plus élevés que chez les autres espèces. Ceux-ci pourraient être attribués à une adaptation à la zone tempérée qui constitue l'aire de distribution géographique de cette espèce. La sensibilité des oeufs au froid distingue *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius* d'*A. umbraticus*, comme la

classification systématique des espèces qui regroupe les trois premières dans le genre *Larinioides* et la dernière dans le genre *Nuctenea.*

Enfin, les taux d'éclosion les plus élevés s'observent chez *A. sclopetarius* et *A. suspicax*, dont les jeunes présentent à l'éclosion des poids plus importants que ceux des autres espèces. La présence d'un petit nombre d'oeufs non développés dans un cocon éclos est générale pour les quatre espèces considérées. Cette présence semble fréquente dans les pontes de nombreuses espèces d'Aranéides (Lecaillon, 1913; Bonnet, 1930; Emerit, 1969; Blandin et Célérier, 1981). L'importance de la présence d'oeufs non développés au sein d'un cocon sera étudiée chapitre II (oophagie).

- *Araneus folium*

		T	F 5	F 10	F 15	F 20
Durée	effectif	14	10	11	16	5
incubation	Dm	7	13	17	21	28
	ema	0,43	0,7	0,29	0,44	0,6
Viabilité	effectif	14	10	9	16	5
des oeufs	E	63	67	41	8	6
	ema	22,3	22,2	15,5	20,9	2,8

Analyse de variance Kruskall-Wallis : ddl = 4; H = 21,3; $p < 0{,}001$

Araneus sclopetarius

		T	F 5	F 10	F 15	F 20
Durée	effectif	14	7	4	1	5
incubation	Dm	8	13	17,5	22	28
	ema	0,43	0,29	0,5		0,5
Viabilité	effectif	14	7	4	1	4
des oeufs	E	91,5	85	53,5	81	34,5
	ema	9,4	5,7	29		27,5

Analyse de variance K-W : ddl = 4; H = 13,0; $p < 0{,}02$

Araneus umbraticus

		T	F 5	F 10	F 15	F 20
Durée	effectif	16	10	12	11	8
incubation	Dm	8	13	17	22	26,5
	ema	0,25	1,1	0,42	0,64	1,06
Viabilité	effectif	16	10	12	11	8
des oeufs	E	61	45	50	49	44
	ema	21,6	12,7	21,5	24,5	28,7

Analyse de variance K-W : ddl = 4; H = 2,58; non significatif au seuil 0,05

Tableau 21 : Périodes froides et développement embryonnaire *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*

Les résultats de cinq situations sont comparés : **T** : situation témoin, les cocons se développent à 25°C; **F5, F10, F15, F 20** : les cocons sont placés, respectivement, 5, 10, 15, 20 jours à partir de leur ponte dans une enceinte à 5°C et humidité saturée. **Dm** : Durée médiane d'incubation des oeufs, en jours. **E** : pourcentage d'oeufs éclos dans un cocon.

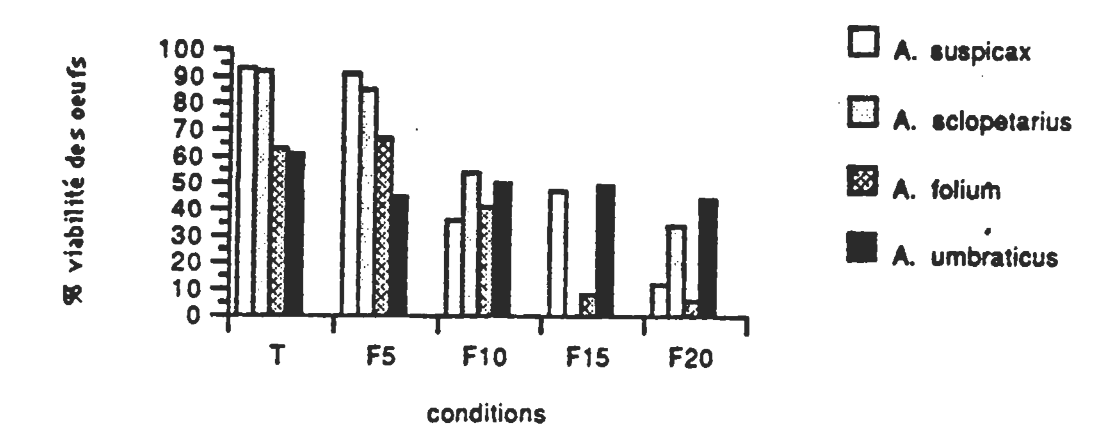


Figure 9 : Effet de la durée d'exposition au froid des cocons sur la viabilité des oeufs chez *A. suspicax*, *A. sclopetarius*, *A. folium* et *A. umbraticus*
T : condition témoin; les cocons sont maintenus pendant la durée de leur développement à 25°C. **F5, F10, F15** et **F20** : les cocons sont placés respectivement 5, 10, 15 et 20 jours à 5°C et humidité saturée, puis sont remis à 25°C. La seule observation réalisée chez *A. sclopetarius* à F 15 n'est pas représentée.

1.4.2.2 - Nombre de mues

L'état adulte est atteint à différents stades suivant les individus, suivant les sexes et suivant les espèces (tableau 22).

Chaque espèce présente une gamme de trois à quatre possibilités pour atteindre la maturité. La majorité des mâles est mature au septième stade chez *A. sclopetarius* et *A. suspicax* et au huitième stade chez *A. folium* et *A. umbraticus*. Les femelles deviennent adultes au terme d'un nombre de mues supérieur à celui des mâles. Les espèces qui ont le plus grand nombre de mues (*A. umbraticus* et *A. folium*) sont aussi celles dont le poids des jeunes sont les plus faibles (PJ; tableau 30).

Mâles

	n	6 mues	7 mues	8 mues	9 mues	10 mues
A. umbraticus	76		34,2	39,5	22,4	3,9
A. folium	71		36,6	62,0	1,4	
A. suspicax	204		73,0	27,0		
A. sclopetarius	60	5,0	86,6	8,3		

Femelles

	n	6 mues	7 mues	8 mues	9 mues	10 mues
A. umbraticus	76		5,3	47,3	31,6	15,8
A. folium	105		11,4	66,6	22,0	
A. suspicax	174		24,7	69,0	6,3	
A. sclopetarius	65		33,8	66,1		

Tableau 22 : Nombre de mues nécessaires pour atteindre la maturité sexuelle chez *Araneus umbraticus*, *A. folium*, *A. suspicax* et *A. sclopetarius*.
n : nombre d'individus élevés; pour un nombre donné de mues : pourcentage d'individus ayant atteint la maturité sexuelle à ce stade.

Chez *Araneus umbraticus*, Juberthie (1954) signale que les mâles matures à la sixième ou septième mue présentent le renflement tarsal du pédipalpe mais que celui-ci ne s'accompagne pas de l'acquisition d'allométries fortement majorantes par rapport aux

femelles, contrairement aux mâles adultes à la huitième mue. Seuls ces derniers seraient normaux.

La variabilité du nombre de stades nécessaires pour atteindre la mue imaginale, ainsi qu'un nombre inférieur de mues pour les mâles semble générale chez les *Argiopidae* (*Zygiella x-notata* : Bonnet, 1930; Peters, 1951; Juberthie, 1954; Le Guelte, 1966; Livecchi, 1978; *Araneus umbraticus* : Juberthie, 1954; *Gasteracanthina* : Emerit, 1969; *Nephila* : Dresco-Derouet, 1960; Canard, 1973; *Araneus diadematus* : Ramousse, 1973; Livecchi, 1978; *Argiope* : Robinson et Robinson, 1978). Les adultes ne muent plus.

1.4.2.3 - Développement post-embryonnaire

Durées du développement

Les durées de développement sont très voisines chez *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*.

Araneus sclopetarius

		n	NM	PM	NJ	Pm	T	L
M	m	84	7	54,6	58	32	18,8	137
	ve		6-8	30-103	39-131	13-65	15,6-21,3	57-298
F	m	105	8	91,7	69	165,7	16,9	234
	ve		7-9	34-151	40-186	40-372	13,5-22	72-447

Araneus suspicax

		n	NM	PM	NJ	Pm	T	L
M	m	207	7	78	65	52	16,5	180
	ve		6-8	32-155	36-123	12-105	11,5-22,7	62-364
F	m	155	8	145	70	292	16,6	282
	ve		7-9	47-269	43-188	55-821	10,1-21	100-627

Araneus folium

		n	NM	PM	NJ	Pm	T	L
M	m	84	8	87	59	56	17,9	173
	ve		7-9	35-154	40-124	18-138	9-22,7	75-289
F	m	121	8	130	74	246	16,4	294
	ve		7-9	48-266	44-179	48-405	9,4-20,1	128-561

Araneus umbraticus

		n	NM	PM	NJ	Pm	T	L
M	m	62	8	80	79	71	19,8	211
	ve		7-10	46-174	49-145	23-158	12,5-28,2	102-388
F	m	87	8	128	104	198	16,9	460
	ve		7-10	72-201	51-147	62-510	11,7-20,9	132-803

Tableau 23 : Développement post-embryonnaire *A. sclopetarius, A. suspicax, A. folium* et *A. umbraticus*

n : effectif étudié; **NM** : nombre de mues; **PM** : poids à maturité, en mg; **NJ** : durée du développement de l'éclosion à la maturité sexuelle, en jours; **Pm** : poids le jour de la mort, en mg; **T** : taille de la première patte locomotrice de l'adulte, en mm; **L** : longévité de l'éclosion à la mort, en jours. **M** : mâle; **F** : femelle; **m** : valeur médiane; **ve** : valeurs extrêmes.

Les durées de développement sont plus importantes chez *A. umbraticus* (tableau 23), chez qui le nombre de mues est plus grand. Chez cette espèce, les durées de développement observées sont comparables à celles obtenues dans le Sud-Ouest de la France (Juberthie, 1954). Entre les individus d'une même espèce, la durée du développement augmente avec le nombre de mues (sauf chez *A. folium*).

Les durées médianes de développement post-embryonnaire diffèrent peu entre les sexes, sauf chez *A. umbraticus* où les différences sont plus nettes. Comme de plus la variabilité au sein du cocon est importante, tout au long de l'année coexistent des individus à tous les stades de développement : jeunes, sub-adultes, adultes.

Poids et taille à la mue imaginale

Le poids atteint à la mue imaginale et la taille varient de pair, pour une espèce donnée et un sexe donné. Chez *A. sclopetarius*, espèce la plus légère à la mue imaginale, la taille est voisine de celle d'*A. umbraticus*, qui est la plus grande des espèces considérées. Le développement lent se traduit par une augmentation du nombre de mues, un poids et une taille plus importante chez *Araneus suspicax*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*. Une telle augmentation du poids liée à celle du nombre de mues a été observée chez *Araneus diadematus* (Ramousse, 1973), chez *Argiope* sp. (Robinson et Robinson, 1978) et chez *Hippasa lamtoensis* alors que, chez *Brevilabus gilloni* et *Pardosa injucunda*, ni le nombre de mues ni le poids à la mue imaginale ne varient avec la vitesse de développement (Blandin et Célérier, 1981).

Pour les quatre espèces considérées, le dimorphisme sexuel se caractérise par un poids frais, à la mue imaginale, de moitié inférieur chez les mâles à celui des femelles. Celles-ci ont un développement plus lent que celui des mâles, ce qui se traduit par une mue supplémentaire. Malgré cela, la taille des mâles est significativement supérieure à celle des femelles, sauf chez *Araneus suspicax* où la différence de taille n'est significative qu'entre les individus ayant le même nombre de mues. Cependant, la variabilité interindividuelle est toujours très importante aussi bien pour le poids à maturité que pour la taille. Elle rend impossible toute estimation précise de l'âge d'une araignée d'après le poids ou la taille.

Levy (1970) a divisé les araignées en deux catégories : la première comprend les espèces dont les deux sexes se développent approximativement à la même vitesse avec le même nombre de mues et la seconde dont les mâles atteignent la maturité sexuelle plus rapidement que les femelles avec un nombre de mues inférieur. Il pense que les araignées de la seconde catégorie doivent pondre des oeufs sur une longue période de l'année de façon que les mâles puissent rencontrer des femelles provenant de cocons pondus plus précocement. Les quatre espèces étudiées correspondent à la deuxième catégorie, cependant, du fait de la variabilité intra-cocons des durées de développement, l'appariement entre mâles et femelles issus d'un même cocon est possible.

1.4.2.4 - Durée de vie adulte

Chez les mâles, comme chez les femelles, les durées de vie adulte les plus courtes sont observées chez *A. sclopetarius*, les plus longues chez *A. umbraticus*, alors que celles d'*A. suspicax* et d'*A. folium* sont intermédiaires (tableau 24). Ce classement des espèces en fonction de la durée de vie adulte est comparable à celui obtenu en fonction des durées de développement et distingue, une nouvelle fois, *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius* d'*A. umbraticus*.

La durée de vie adulte des mâles est inférieure à celle des femelles (MW : $p > 0,05$), chez ces quatre espèces (tableau 24). Cette différence semble générale chez les araignées (Juberthie, 1954; Jackson, 1978; Blandin et Célérier, 1981). Seuls les mâles d'*A. sclopetarius* ont une durée de vie significativement inférieure à celles des mâles des trois autres espèces (MW : $p < 0,01$).

Chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*, les mâles ont une durée de vie adulte supérieure (de 1,3 à 1,9 fois) à celle de leur développement. Mais,

cette durée est plus courte pour les mâles vierges que pour les males accouplés, cette différence n'est pas significative chez *A. folium*. Le premier résultat est comparable à celui obtenu avec les mâles d'une espèce de la même famille *Araneus diadematus* (Ramousse, 1973). Par contre, chez six espèces appartenant à trois familles d'araignées (*Theraphosidae*, *Lycosidae* et *Ctenidae*), la durée de vie adulte des mâles est inférieure ou au mieux équivalente à la durée de leur développement (Blandin et Célérier, 1981). Chez ces espèces, les mâles vierges ont une durée de vie inférieure à celle des mâles accouplés. En milieu naturel, de nombreux facteurs doivent entraîner une réduction de la durée de vie adulte des mâles :

- leur poids réduit à maturité sexuelle limite leurs réserves alimentaires et leurs capacités de résister à des périodes de conditions défavorables;
- la vie errante, qu'ils mènent à partir de la maturité sexuelle, augmente les dépenses métaboliques et les risques de prédation. Cependant, les risques de prédation des mâles par les femelles lors des rencontres sexuelles semblent avoir été surestimés, au moins pour les espèces étudiées.
- l'absence de construction de piège rend l'alimentation de ces mâles plus difficile. Mais, deux éléments viennent relativiser les précédents et expliquent la possibilité d'une durée de vie adulte importante des mâles. En effet, chez les quatre espèces que nous avons élevées, des mâles séjournent plus au moins longtemps dans la retraite d'une femelle et peuvent s'alimenter en sa compagnie ou sur sa toile. La disparition du comportement de construction de toile "géométrique" chez le mâle ne s'accompagne ni d'une inhibition de la prise de nourriture, ni d'une disparition des comportements liés aux déplacements sur la toile. Le même mâle peut s'apparier avec plusieurs femelles différentes. Or, comme le remarque Bonnet (1935), la captivité place les animaux dans des conditions favorables de survie, mais permet seulement d'atteindre le terme normal de la vie.

		A. sc.	A. fo.	A. su.	A. um.
FV	m	122	214	212	238,5
	ve	16 - 338	76 - 350	33 - 484	6 - 340
FA	m	173	210	372	362
	ve	20 - 257	76 - 444	38 - 457	68 - 659
FF	m	156	208	205	377
	ve	53 - 235	80 - 365	23 - 332	69 - 590
M	m	76	114	120	125
	ve	0 - 184	1 - 241	0 - 284	3 - 266

Tableau 24 : Durées médianes de vie adulte chez *A. sclopetarius*, *A. folium*, *A. suspicax* et *A. umbraticus*

FV : femelles vierges; **FA** : femelles appariées avec un mâle sans descendance fertile; **FF** : femelles fécondées; **M** : mâles; **m** : médiane; **ve** : valeurs extrêmes.

La durée de vie adulte des femelles est nettement supérieure à celle de la durée de leur développement (de 2,4 fois chez *A. sclopetarius* à 3,4 fois chez *A. umbraticus*). La durée de vie adulte des femelles vierges, celle des femelles appariées sans descendance fertile et celle des femelles fécondées ne diffèrent pas significativement entre elles chez *A. sclopetarius* et *A. folium* (MW : $p > 0{,}05$). Par contre, les femelles appariées et qui pondent des oeufs stériles ont une durée de vie adulte supérieure à celle des femelles fécondées chez *A. suspicax* (MW : $p = 0{,}001$) et les femelles vierges une durée de vie adulte nettement inférieure à celle des femelles fécondées chez *A. umbraticus* (MW : $p < 0{,}05$). Ces résultats s'opposent à ceux obtenus chez une *Pisauridae* (Bonnet, 1935) et chez une *Sicariidae* (Galiano et Hall, 1973), dont les femelles vierges vivent plus longtemps que celles qui ont été accouplées. Ils diffèrent également, sauf en ce qui concerne *A. umbraticus*, de ceux de Blandin et Célérier (1981) qui ont montré que les

femelles vierges ont une vie plus courte que les femelles fécondées.

La durée de vie adulte (DVA) et ses relations avec la durée du développement post-embryonnaire (DDP) et avec l'état sexuel des individus varie d'une espèce à l'autre. Dans des conditions d'élevage données, nous retrouvons l'existence de deux groupes d'espèces *Araneus suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* d'une part, et *A. umbraticus* d'autre part, confirmant leur séparation en deux genres distincts : *Larinioides* et *Nuctenea*.

Famille	genre	espèce
Argiopidae	*Larinioides*	
		A. sclopetarius
DVA mâles et femelles > DDP	DVA vierges peu différent ou < DVA accouplés	DVA faible *A. suspicax* et *folium*
DVA femelles 2x DVA mâles		DVA moyen
	Nuctenea	
		A. umbraticus
	DVA vierges < DVA accouplés	DVA important

1.4.2.5 - Croissance pondérale au cours du développement post-embryonnaire et au cours de la vie adulte

L'établissement des courbes de croissance nécessite l'obtention du poids frais des araignées immédiatement après chaque mue. Ceci n'est possible qu'à partir d'un élevage. Les figures (10, 11, 12 et 13) représentent l'évolution du poids au cours du développement post-embryonnaire, avec le nombre de mues en abscisses, chez les quatre espèces étudiées. L'évolution pondérale est comparable pour ces espèces; le poids augmente avec le nombre de mues mais il croît d'autant plus rapidement que le nombre de mues est plus faible. Le même type de croissance pondérale a été observé chez *Araneus diadematus* (Benforado et Kistler, 1973; Ramousse, 1973) et chez *Latrodectus mactans* (Deevey, 1949).

Les vitesses de croissance (gains journaliers de matière fraîche) diffèrent d'une espèce à l'autre mais aussi d'un sexe à l'autre, chez la même espèce (tableau 25). Ces vitesses de croissance augmentent progressivement au cours du développement; les plus faibles caractérisent le stade du passage de la vie grégaire à la vie solitaire et les plus élevées, le dernier stade de développement. Les vitesses de croissance globales sont voisines pour les espèces considérées; cependant, *A. suspicax* et *A. folium* (espèces méditerranéennes) ont les vitesses les plus élevées et *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* (espèces des zones tempérées), les plus faibles.

		S3	S4	S5	S6	S7	S8	VG
A. sc.	F	0,04	0,31	0,69	1,32	2,58	3,59	1,33
	M	0,06	0,42	1,09	1,83	2,03		0,94
A. fo.	F	0,05	0,37	0,86	1,3	2,96	5,3	1,76
	M	0,06	0,39	1,00	1,44	3,11	3,12	1,47
A. su.	F	0,04	0,45	1,00	1,4	3,46	6,35	2,07
	M	0,02	0,43	0,88	1,69	3,05	3,42	1,2
A. um.	F	0,06	0,32	0,84	1,23	1,91	3,26	1,23
	M	0,04	0,4	0,77	1,26	1,6	2,61	1,01

Tableau 25 : Vitesse de croissance au cours des stades du développement chez *A. sclopetarius*, *A. folium*, *A. suspicax* et *A. umbraticus*

S3, S4.. : stades du développement et gain journalier de matière fraiche; **VG** : vitesse de croissance globale en mg de poids frais par jour; **F** : femelle; **M** : mâle.

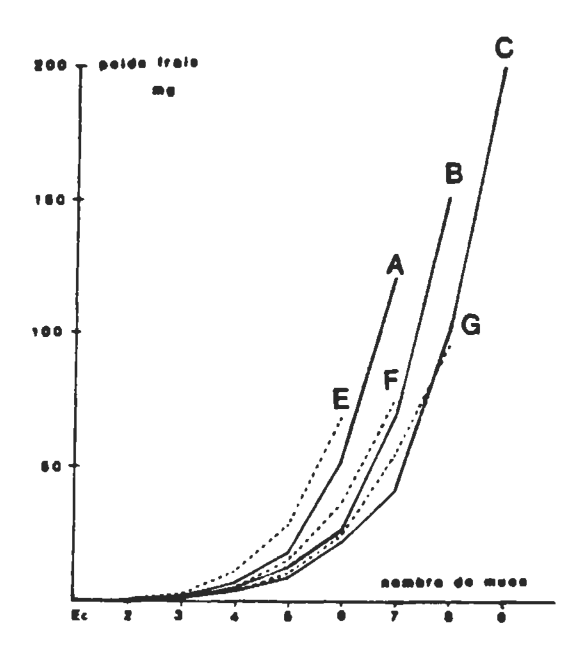


Figure 10 : Croissance pondérale en fonction du nombre de mues au cours du développement post-embryonnaire chez *Araneus suspicax*
A : femelles matures à la septième mue; **B** : femelles huit mues; **C** : femelles neuf mues; **E** : mâles matures à la sixième mue; **F** : mâles sept mues; **G** : mâles huit mues; **Ec** : éclosion.

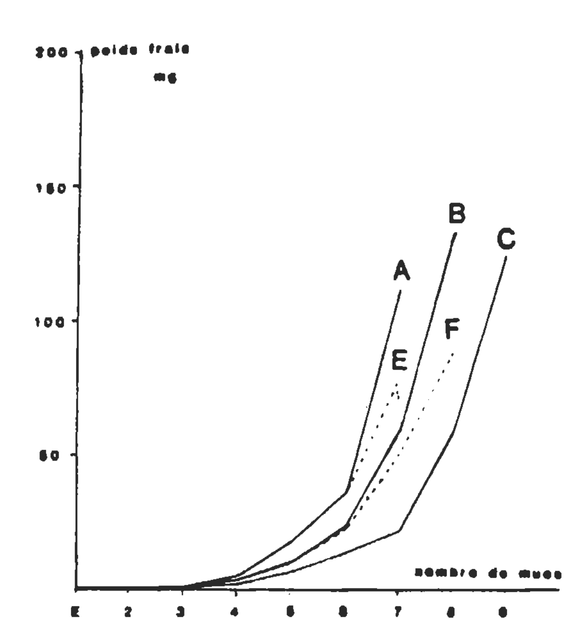


Figure 11 : Croissance pondérale en fonction du nombre de mues au cours du développement post-embryonnaire chez *Araneus folium*
A : femelles matures à la septième mue; **B** : femelles huit mues; **C** : femelles huit mues; **E** : mâles six mues; **F** : mâles sept mues. **Ec** : éclosion.

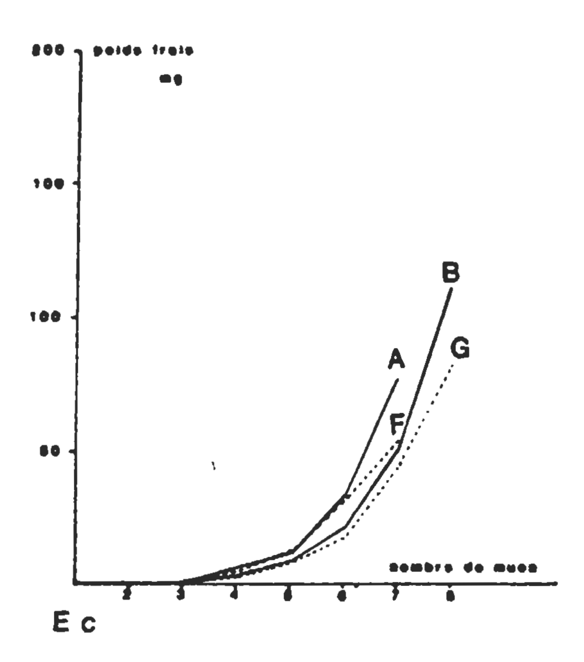


Figure 12 : Croissance pondérale en fonction du nombre de mues au cours du développement post-embryonnaire chez *Araneus sclopetarius*
A : femelles matures à la septième mue; B : femelles huit mues; F : mâles sept mues; G : mâles huit mues. Ec : éclosion.

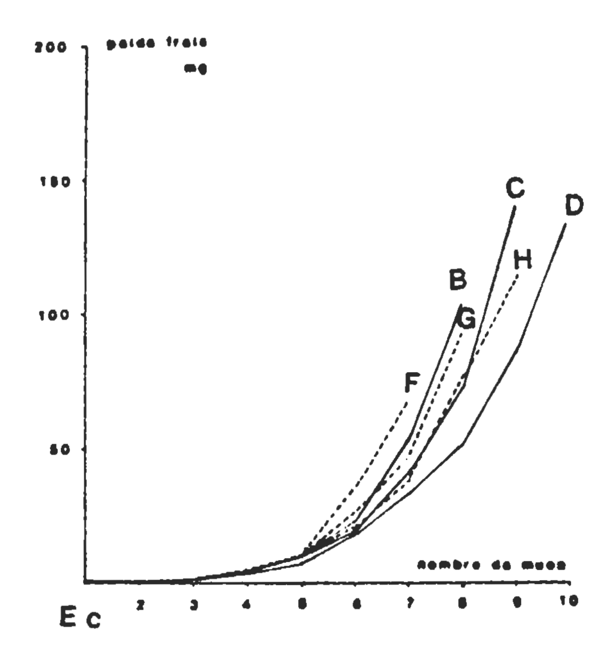


Figure 13 : Croissance pondérale en fonction du nombre de mues au cours du développement post-embryonnaire chez *Araneus umbraticus*
B : femelles matures à la huitième mue; C: femelles neuf mues; D : femelles dix mues; F : mâles matures à la septième mue; G : mâles huit mues; H : mâles neuf mues; Ec : éclosion.

Au cours de la vie adulte, les mâles maintiennent leur poids. Ceux qui cohabitent avec une femelle peuvent présenter une augmentation passagère de leur poids. Mais tous maigrissent à la fin de leur vie et la perte de poids est plus importante chez les espèces du groupe *A. suspicax* que chez *A. umbraticus* (tableau 26). Cette perte de poids à la fin de la vie semble générale chez les mâles, il existe cependant des exceptions comme chez *Pardosa injucunda* dont les mâles présentent une croissance de maturation de 15% du poids à la mue imaginale (Blandin et Célérier, 1981).

	M	FV	FA	FF
A. sc.	- 41	+ 84	+ 96	+ 60
A. su.	- 33	+ 143	+ 103	+ 98
A. fo.	- 36	+ 148	+ 105	+ 79
A.um.	- 11	+ 37	+ 46	+ 50

Tableau 26 : Pourcentage de perte ou de gain de poids à la fin de la vie chez *A. sclopetarius*, *A. suspicax*, *A. folium* et *A. umbraticus*

M : mâles; **FV** : femelles vierges; **FA** : femelles non fécondées malgré un appariement avec un mâle; **FF** : femelles fécondées. Les mâles maigrissent et les femelles grossissent en fin de vie, par rapport à leur poids à la mue imaginale.

Chez les femelles, le poids augmente rapidement après la mue imaginale. Il s'accroît jusqu'à la ponte pour les femelles fécondées, alors que cet accroissement se ralentit puis se stabilise chez les femelles vierges. Après la première ponte, le poids des femelles est plus élevé qu'à la mue imaginale. Ce gain de poids s'accentue avec les pontes successives. Il atteint 50% chez les femelles fécondées d'*A. umbraticus* et 98% chez *A. suspicax*. Cette croissance de maturation est inférieure chez les femelles vierges d'*A. umbraticus* alors qu'elle est supérieure chez les femelles vierges des espèces du groupe *A. suspicax*. Chez ces dernières, le gain de poids pourrait constituer une tactique d'attente de la fécondation (les femelles restent fertiles longtemps après la mue imaginale; tableau 27). Car, la constitution des réserves lipidiques qu'il implique, pourrait permettre à ces femelles vierges l'élaboration rapide des gamètes après une copulation et éventuellement d'attendre la maturation sexuelle des mâles au sortir de la mauvaise saison (maintenance hivernale).

Les variations du poids au cours de la vie adulte, tant chez les mâles que chez les femelles, séparent nettement les espèces étudiées en deux groupes coïncidant avec les genres *Larinioides* et *Nuctenea*.

1.4.3 - Reproduction

1.4.3.1 - Réussite des accouplements

Les observations qui suivent sont rares car il n'existe que peu de données relatives à la réussite des accouplements chez les araignées (*Theridiidae* : Kaston, 1970; *Thomisidae* : Dondale, 1972; *Salticidae* : Taylor et Peck, 1975). En effet, un tel travail nécessite la connaissance de l'âge des mâles, de celui des femelles, le suivi des femelles mises en présence d'un mâle ainsi que du devenir de leurs pontes; il ne peut être effectué que dans des conditions d'élevage individuel.

Les mâles des espèces étudiées ont le même comportement de cour (type C, Robinson et Robinson, 1980). Avant comme après la fécondation, la cohabition mâle-femelle est possible et peut être de longue durée. La femelle continue, alors, à construire des toiles géométriques et à pondre des cocons. Une telle cohabitation d'un mâle et d'une femelle dans la retraite de cette dernière est signalée chez *A. cornutus* par

Wiehle (1931) et Kirchner (1965). Cette cohabitation possible est à relier à la faiblesse des pourcentages de prédation des mâles observés chez *A. sclopetarius* (2%), *A. folium* (6%) et *A. suspicax* (13%). De tels pourcentages ne semblent pas rares puisque Horner et Stewart (1967) rapportent un pourcentage de prédation des mâles de 2,5% chez *Loxosceles reclusa* (*Sicariidae*). De la même façon, Jackson (1980) montre que chez *Phidippus johnsoni* (*Salticidae*) ce cannibalisme n'atteint que 1% des mâles (sur 1864 interactions). Le pourcentage de victimes est plus élevé chez *A. umbraticus* (20%), chez qui la cohabitation mâle-femelle a, pourtant, été observée. Parallèlement, la réussite des appariements est élevée chez *A. suspicax* et *A. folium* (de l'ordre de 90%) et plus faible chez *A. sclopetarius* et surtout chez *A. umbraticus* (54%). Or, dans cette espèce la variabilité de la taille des mâles comme celle de la taille des femelles est importante; elle rend possible la constitution d'un nombre élevé de couples incapables de s'accoupler et dont les mâles seraient considérés comme des proies par les femelles. Nous n'avons pas pu mettre en évidence de relation entre les caractéristiques des mâles capturés ou non (taille, poids, âge, nombre d'appariements réalisés par le mâle) et celles des femelles prédatrices ou non. Un échantillon plus important pour chaque situation d'appariement serait nécessaire pour conclure. En effet, si l'acceptation d'un partenaire mâle par une femelle lors de l'appariement dépend de la taille du mâle, comme chez *Nephila clavipes*, où le succès reproducteur des mâles augmente avec leur taille (Christenson et Goist, 1976; Vollrath, 1980), ce facteur taille n'est pas seul en jeu. Ainsi, chez la même espèce, lors de présentation de mâles de taille différente à une femelle, ce n'est pas nécessairement le mâle le plus grand qui s'accouple (Farr, 1976) et les petits mâles ont une tactique différente des grands mâles, ils restent plus longtemps à proximité d'une toile de femelle sub-adulte que les mâles de grande taille (Vollrath, 1980). Le polymorphisme de taille des mâles et des femelles intervient dans le "choix" des partenaires d'un accouplement. Il pourrait s'accompagner d'un polymorphisme comportemental (Barbault et Blandin, 1980). Dans ces conditions, les rencontres arbitraires réalisées entre mâles et femelles au laboratoire pourraient augmenter les risques de prédation encourus par les mâles de la part des femelles. Aussi, l'incidence du cannibalisme inter-sexuel, souvent invoquée chez les araignées, mériterait d'être réexaminée.

	A	RNF	R	P	M	AM	AF
A. su	151	25 (11)	90,0%	20	25 (2-9)	149	240
A. fo	104	31 (16)	85,5%	6	21 (2-6)	192	165
A. sc	84	12 (10)	74,0%	2	7 (2-3)	88	109
A. um	78	43 (13)	53,8%	16	9 52-3)	231	169

Tableau 27 : Réussite de l'accouplement chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*

A : nombre d'appariements; **FNF** : nombre de femelles qui, après l'appariement, pondent des oeufs stériles, incluant les femelles non fécondées soit du fait de leur âge, soit du fait de l'âge du mâle, entre parenthèses; **R** : pourcentage de réussite (les couples dont l'un des membres est trop âgé sont exclus); **P** : nombre de mâles victimes de prédation au cours des rencontres sexuelles; **M** : nombre de mâles ayant fécondé plusieurs femelles. Entre parenthèses : nombre d'appariements successifs réalisés avec le même mâle; **AM** : nombre de jours séparant la dernière mue du mâle et une fécondation (cas extrême observé); **AF** : nombre de jours séparant la dernière mue de la femelle et une fécondation (cas extrême observé).

La fertilité des mâles comme celles des femelles se maintient longtemps après leur mue imaginale (tableau 27).

Dix tentatives de croisement interspécifique entre un mâle *A. suspicax* et les femelles de chacune des autres espèces étudiées ont été tentées. Dans tous les cas, malgré le comportement de cour du mâle, aucune des femelles n'a pondu de cocons fertiles, leur comportement de ponte ressemblant à celui des femelles vierges. Cette absence d'hybridation met en évidence l'existence probable d'une barrière interspécifique.

Dans chacune des quatre espèces considérées, il est possible d'apparier des mâles et des femelles d'un même cocon, et les oeufs pondus à la suite de ces rencontres éclosent.

Le même mâle peut féconder avec succès plusieurs femelles différentes; la seconde femelle fécondée ne pond pas un nombre d'oeufs significativement différent.

Par opposition aux mâles, les femelles ne sont réceptives qu'une seule fois, même après l'arrêt de la production des oeufs. Ce refus d'un second accouplement a été signalé chez *Araneus cornutus* (*Argiopidae*) et chez *Dolomedes fimbriatus* (*Pisauridae*) par Bonnet (1927). Cependant, Austad (1982) cite de nombreuses espèces chez qui les femelles s'accouplent plusieurs fois, en particulier, *Araneus cornutus*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*, d'après des observations de Levi (1974). La non-receptivité des femelles, lorsqu'elle existe, confère au mâle la priorité spermatique. De la même façon, le dépôt d'un bouchon copulatoire par le mâle au niveau du conduit séminal, qui semble commun chez les araignées, concourt à la priorité spermatique du premier mâle. Cependant, dans un petit nombre de cas, ce bouchon pourrait être déplacé lors d'un accouplement postérieur (Jackson, 1980). Néanmoins, la priorité spermatique du premier mâle accouplé semble prévaloir, même lorsque la femelle s'accouple plusieurs fois (Austad, 1982; Martyniuk et Jaenike, 1982). Les tactiques de constitution des couples reproducteurs et leurs influences sur le succès reproducteur des femelles nécessiteraient des études expérimentales détaillées.

1.4.3.2 - Résultats de la fécondation

Chez *Araneus suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*, les cocons sont pondus, généralement, à l'intérieur de la retraite de la femelle, où les cocons successifs sont superposés. La femelle occupe la retraite qui est remaniée et élargie avant la première ponte. Chez *A. umbraticus*, le cocon est collé aux supports verticaux. La femelle recouvre le cocon de particules diverses (terre, bois, carton, restes de mouches) qui le rendent difficilement repérable.

Ovogénèse

Les femelles fécondées se différencient par de nombreux critères des autres femelles (vierges ou non fécondes après un appariement; tableaux 17 et 28). *Araneus umbraticus* se distingue nettement des trois autres espèces *A. suspicax, A. folium* et *A. sclopetarius*. Chez ces dernières, certaines femelles vierges pondent des cocons stériles, peu nombreux, et les femelles fécondées produisent un nombre important de cocons. Chez *A. umbraticus*, la majorité des femelles vierges ont une production de cocons identique à celle observée chez les femelles fécondées; les autres femelles vierges ne pondent aucun cocon.

Cette différence se retrouve au niveau du délai séparant la dernière mue de la première ponte des femelles vierges et de celui séparant l'accouplement de la première ponte des femelles fécondées (IF). Chez *Araneus suspicax*, *A. sclopetarius* et *A. folium*, le premier délai est significativement plus important que le second, ce qui implique que l'ovogénèse est déclenchée ou accélérée par la cour du mâle et/ou la copulation. Par contre, chez *A. umbraticus*, ces délais ne varient pas, que la femelle soit vierge ou fécondée. De la même façon, le délai séparant deux pontes successives est maximum chez les femelles vierges et minimum chez les femelles fécondées des espèces du groupe *A. suspicax*, alors qu'il est stable chez *A. umbraticus*. En revanche, pour toutes ces espèces, les femelles vierges sont caractérisées par la production d'un nombre plus faible de cocons, cocons plus légers mais qui contiennent plus d'oeufs que ceux des femelles fécondées. Le comportement de ponte des femelles appariées avec un mâle, mais dont les oeufs sont stériles, est intermédiaire entre celui des femelles vierges et celui des femelles fécondées. En particulier, le délai séparant la mise en présence d'un mâle et la première ponte est relativement court dans le groupe *A. suspicax*. Cependant, certaines femelles non fécondées après appariement avec un mâle ont un comportement de ponte comparable à celui des femelles vierges et d'autres un comportement se rapprochant de celui des femelles fécondées. Nous pensons que les premières n'ont pas copulé et sont des femelles vierges, alors que les secondes ont effectivement copulé mais restent infécondes du fait de

la stérilité du mâle ou de la femelle elle-même. En effet, différentes femelles mises en présence du même mâle restent toutes inféconds, mais dans d'autres cas, parmi les différentes femelles mises en présence du même mâle, certaines restent infécondes et d'autres ont une descendance fertile. Le délai séparant la rencontre sexuelle et la ponte de cocons féconds peut parfois être très long (voir les valeurs extrêmes de ces délais (IF); tableau 28; femelles fécondées). De toute façon, après la mue imaginale un temps de latence est nécessaire avant la première ponte (1P; tableau 29; femelles fécondées). Il est plus long que la durée moyenne séparant la ponte de deux cocons successifs.

Araneus sclopetarius			femelles vierges N = 21					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	71	165	375	153	64	24,5	2,5	145
ve	26-130	105-223	63-1233	88-259	24-122	10-77	0-11	92-175
			femelles appariées sans descendance N = 29					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	79	174	416	174	29	18	5	159
ve	6-145	94-363	6-1322	64-372	4-110	5-41	1-17	93-241
			femelles fécondées N = 55					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	98	143	972	158	13	9	11	117
ve	44-167	79-237	273-2017	40-303	3-127	7-13	3-20	61-172

Araneus folium			femelles vierges N = 21					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	107	280	450	312	82	39	3	240
ve	37-216	130-408	62-969	101-438	13-172	13-113	0-14	77-345
			femelles appariées sans descendance N = 26					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	83	214	508	229	24	16,5	6	177
ve	36-165	106-475	132-1295	51-531	5-153	13-66	0-14	36-288
			femelles fécondées N = 71					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	115	196	1318	240	9,5	11	11	145
ve	34-200	101-362	196-3407	48-454	1-43	6,5-19	3-18	58-217

Araneus umbraticus			femelles vierges N = 21					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	79	220	669	70	28	17,5	7,5	204
ve	62-120	179-240	0-1240	70-347	11-187	19-14	0-17	117-254
			femelles appariées sans descendance N = 43					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	67	189	553	183	17	19,5	9,5	140
ve	11-188	143-349	0-1970	65-385	4-226	13-161	0-23	68-226
			femelles fécondées N = 21					
	PC	PF	PT	Pm	IF	DI	NC	NO
m	92	192	1000	197	22	15,7	13	133
ve	36-149	72-284	101-3553	52-469	6-123	9-24	2-19	45-180

Tableau 28 : Caractéristiques de la reproduction chez *A. sclopetarius*, *A. folium* et *A. umbraticus*

PC : poids médian en mg du cocon; **PF** : poids de la femelle après la ponte; **PT** : poids total des oeufs pondus par une femelle; **Pm** : poids à la mort; **IF** : intervalle séparant la mue imaginale de la première ponte chez les femelles vierges; pour les autres femelles, intervalle séparant l'appariement de la première ponte; **DI** : délai entre deux cocons successifs; **NC** : nombre de cocons; **NO** : nombre d'oeufs par cocon. Pour *A. suspicax* , cf. tableau 17. **m** = médiane; **ve** = valeurs extrêmes.

Chez *Lycosa malitiosa* (Capocasale et col.; 1984), les femelles vierges pondent des cocons en nombre inférieur (mais non significatif) à celui des femelles fécondées et les dévorent. Les auteurs concluent que pour cette espèce, la copulation n'est pas nécessaire à la mise en route du processus de production d'oeufs, ainsi que cela a été montré chez d'autres *Lycosidae* (Vlijm et col., 1963; Eason, 1969; Kessler, 1970; Hydorn, 1977). Ces résultats correspondent à ceux que nous avons obtenus avec ***A. umbraticus***. Au contraire, Bonnet (1927) a montré chez *Dolomedes*, que les femelles vierges pouvaient pondre des cocons stériles mais, que "l'approche du mâle, même si l'accouplement proprement dit n'a pas lieu, suffit pour déclencher la ponte".

Les processus d'ovogénèse se mettent en route, soit spontanément dès la maturation sexuelle (*Araneus umbraticus*), soit ils sont déclenchés ou au moins accélérés par la copulation (*Araneus suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*). Une telle accélération de la ponte à la suite de la copulation est signalée chez les *Lycosidae* (Kessler, 1970) et chez les *Salticidae* (Jackson, 1978). Dans ce dernier cas, il reste à déterminer par quel processus, cette activation de la production des oeufs est réalisée. S'agit-il d'une stimulation comportementale (Bonnet, 1927) ou existe-t-il un (des) récepteur(s) au niveau des voies génitales femelles, comme celui mis en évidence chez les Libellules (Waage, 1979; Miller, 1985), qui serait excité au cours de l'accouplement ?

Nombre de cocons, poids des cocons et nombre d'oeufs

Le nombre de pontes réalisées par une femelle (tableau 28) est important. Ces valeurs ne semblent pas anormalement élevées, car Bonnet (1927) éleva deux *Araneus cornutus*, récoltées fécondes dans la nature, qui pondirent dix fois chacune.

Le poids des cocons d'une femelle diminue au fur et à mesure des pontes successives (tableau 29). Cette tendance est connue depuis 1927 chez diverses espèces telle que *Agelena labyrinthica*, *Olios spongitarsis*, *Theridion tepidariorum*, *Araneus cornutus*, *Dolomedes fimbriatus* et *Marpissa muscosa* (Bonnet, 1927). Elle a été confirmée chez de nombreuses autres espèces tant au laboratoire (Bonnet, 1930; Kullmann, 1961; Buche, 1966; Mikulska et Jacunski, 1968; Kessler, 1971; Peck et Whitcomb, 1970; Taylor et Peck, 1974; Valerio, 1976) qu'à partir d'observations dans la nature (Kessler, 1973). Seul, Eberhard (1979) ne met pas en évidence ce phénomène chez des araignées tropicales, observées en milieu naturel; mais ce résultat tient peut-être à la nature de ses observations (il n'est pas sûr d'avoir tous les cocons d'une femelle).

	D	M	F	K-W	1P
A. su	137	123	64	H = 63,7	19
A. fo	129,5	112	79	H = 36,9	6
A. sc	109	97	62	H = 27,1	50
A. um	92	80	54	H = 32,3	1

Tableau 29 : Variations du poids des pontes d'une femelle chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*

D : poids médian des trois premières pontes d'une femelle; M : poids médian des trois pontes centrales d'une femelle ; F : poids médian des trois dernières pontes d'une femelle; K-W : résultats de l'analyse de variance, $p < 0,001$ dans les quatre cas; 1P : pourcentage de premier cocon dont le poids est supérieur à celui de la femelle après la ponte.

Chez *Araneus suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*, le premier cocon pondu peut être plus lourd que la femelle après la ponte. Les derniers cocons sont les plus légers et souvent les oeufs n'éclosent pas. Il arrive même que certaines femelles pondent, à la fin de leur vie, des cocons ne contenant aucun oeuf. Ce phénomène a, également, été observé par Bonnet (1927) chez *Agelena labyrinthica*..

Le poids des cocons varie d'une femelle à l'autre et d'une ponte à l'autre. Le poids médian des cocons pondus par une femelle (PC) est en corrélation positive avec son poids à la mue imaginale (PM), avec sa taille (T), avec le poids de la femelle après la ponte (PF)

et le nombre de pontes de cette femelle (NC; figure 14).

Le poids d'un cocon dépend du nombre d'oeufs (NO) contenus mais aussi du poids des oeufs (PJ). Ainsi, le nombre d'oeufs augmente avec le poids du cocon, mais les corrélations, bien que significatives, restent faibles ($p < 0,05$). En revanche, le nombre d'oeufs est important lorsque le poids de la femelle après la ponte est élevé. Il augmente lorsque la durée séparant deux pontes s'allonge et lorsque le nombre de cocons d'une femelle est plus faible.

Le poids des oeufs varie d'un cocon à l'autre et d'une espèce à l'autre (tableau 30). En réalité, nous avons pesé les jeunes araignées à l'éclosion alors que leur poids est légèrement inférieur à celui des oeufs. Les jeunes d'*Araneus sclopetarius* sont significativement plus lourds que ceux des trois autres espèces. Le poids des jeunes est, comme le nombre d'oeufs, faiblement corrélé au poids du cocon (K : $p < 0,05$).

Le choix d'un indice de l'effort de reproduction est controversé. Nous donnons le médian des rapports du poids frais des cocons d'une femelle aux poids frais de cette femelle après chaque ponte (I 1; tableau 30), ce rapport ayant été souvent utilisé dans la littérature. Mais nous préférons caractériser l'effort de reproduction par le nombre total d'oeufs pondus par une femelle (PT; Blandin et Célérier, 1981). Cet investissement, que mesure l'effort de reproduction, peut avoir une efficacité variable. En effet, tous les oeufs d'un cocon fertile n'éclosent pas. Lecaillon (1913) et Bonnet (1927) sont les premiers à avoir signalé ce fait et à en tenir compte pour déterminer la fécondité "réelle". Bonnet a émis l'hypothèse que ces oeufs non éclos, ne se développeraient pas faute d'avoir été fécondés. Nous avons donc calculé pour chaque cocon fertile, le pourcentage d'oeufs effectivement éclos (E). Ces pourcentages diffèrent d'une espèce à l'autre. La fécondité "réelle" ou l'efficacité reproductrice d'une espèce est le nombre total d'oeufs pondus par une femelle corrigé par le pourcentage d'éclosion de cette espèce (I 2; tableau 30). *Araneus umbraticus* présente, à la fois, l'effort de reproduction et l'efficacité reproductrice les plus faibles de ceux des espèces observées. Par contre, A. *suspicax*, dont l'effort de reproduction est le plus faible après celui d'*Araneus umbraticus*, a l'efficacité reproductrice la plus élevée.

	PJ	I1	E	PT	I2	PS
A.sc.	0,61 (0,4-1,03)	0,68	73	972	709	3,55 (0,4-9,9)
A.fo.	0,57 (0,22-0,69)	0,59	66	1318	870	5,30 (1,9-11,9)
A. su.	0,59 (0,4-0,86)	0,56	77	1176	905	5,8 (1,4-13,9)
A. um.	0,58 (0,4-0,88)	0,48	61	1000	610	3,9 (0,4-10,8)

Tableau 30 : Estimation de l'effort de reproduction chez *A. sclopetarius*, *A. folium*, *A. suspicax* et *A. umbraticus*

PJ : poids médian des jeunes et valeurs extrêmes, en mg.; **I1** : rapport du poids frais des cocons d'une femelle aux poids frais de cette femelle après chaque ponte; **E** : pourcentage médian d'éclosion; **PT** : nombre total d'oeufs pondus par une femelle; **I2** : nombre total d'oeufs pondus par une femelle, corrigé par le pourcentage d'éclosion; **PS** : poids médian de la soie et valeurs extrêmes.

Chez *A. suspicax* et *A. folium*, le poids de la soie entourant les oeufs est supérieur à celui des autres espèces. Comme nous le verrons ultérieurement, une des fonctions de la soie est de limiter les pertes d'eau des oeufs et des jeunes éclos, il s'agit probablement pour ces deux espèces d'une adaptation permettant une meilleure résistance aux périodes de sécheresse.

Le poids total d'oeufs pondus par une femelle (PT) augmente avec le nombre de cocons (NC) et avec le poids médian des cocons de cette femelle (PC). Le nombre médian d'oeufs par cocon (NO) diminue lorsque le nombre de cocons augmente, et inversement, il s'accroît avec le poids médian de la femelle après la ponte (PF). Celui-ci varie en corrélation d'une part avec le poids à maturité sexuelle et, d'autre part, avec le poids médian des cocons et des jeunes (PJ).

Les femelles à croissance lente (poids à maturité important), pondent moins de cocons que les femelles à croissance rapide mais leurs cocons sont plus lourds.

contiennent davantage d'oeufs et les oeufs sont plus gros. Ces deux catégories de femelles ont donc une fécondité voisine.

Cependant, les femelles à croissance rapide, avec leurs nombreux cocons, obtiennent une répartition des risques tout au long de la période de ponte alors que les femelles à croissance lente, avec un grand nombre de jeunes par cocons et des jeunes plus gros, limitent les risques encourus par leur progéniture au cours d'une quiescence hivernale.

Au niveau interspécifique, les espèces méditerranéennes *Araneus suspicax* et *A. folium* ont une fécondité supérieure (nombreux cocons de poids élevé et taux d'éclosion important) à celle des espèces de la zone tempérée *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* (cocons plus légers et faible taux d'éclosion). Mais *A. sclopetarius* pallie à cette faible fécondité en augmentant les chances de survie des jeunes éclos grâce à leurs importantes réserves vitellines et grâce à deux mécanismes comportementaux : l'oophagie et le cannibalisme. Ces deux comportements s'expriment avec plus de force chez *A. umbraticus*, comme nous le montrerons dans le chapitre deux. Ces deux dernières espèces ont développé les mécanismes renforçant les chances de survie des jeunes éclos, alors que les deux premières favorisent les mécanismes assurant l'éclosion d'un grand nombre d'individus.

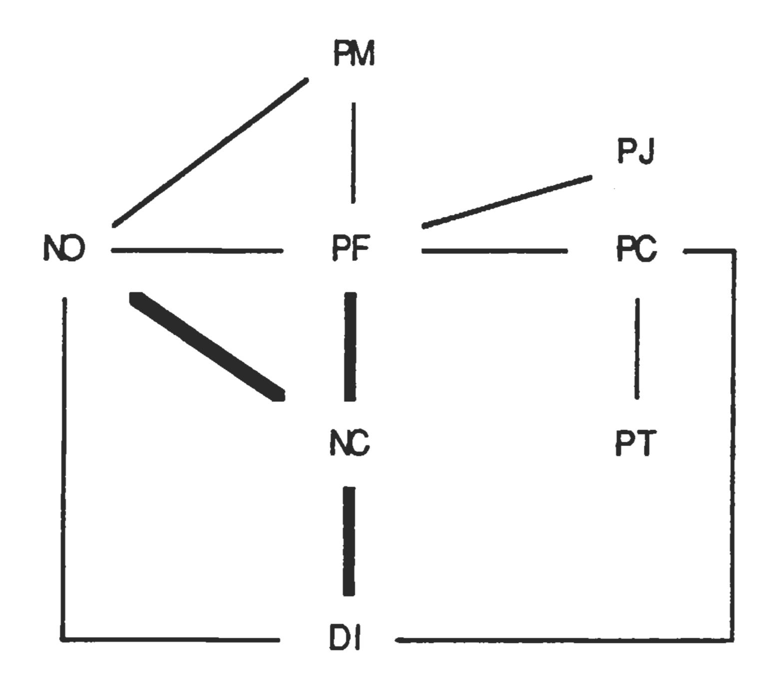


Figure 14 : Corrélations entre les différents paramètres de la reproduction chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*

Seules les corrélations significatives au seuil 0,001 sont représentées. En traits fins : corrélations positives; en traits épais : corrélations négatives. **DI** : durée médiane entre deux cocons; **PC** : poids médian des cocons d'une femelle; **PF** : poids médian de la femelle après la ponte; **PJ** : poids médian des jeunes à l'éclosion; **PM** : poids à la mue imaginale; **PT** : poids total d'oeufs pondus par une femelle; **NC** : nombre de cocons pondus par une femelle; **NO** : nombre médian d'oeufs par cocon.

1.4.4 - cycle biologique

Les durées de toutes les étapes du cycle biologique varient de façon importante d'un individu à l'autre et d'une espèce à l'autre. Néanmoins, l'addition des valeurs médianes obtenues pour chacune des étapes, durée du développement de l'éclosion à la mue imaginale et délai séparant la mue imaginale de la première ponte (en

considérant que l'accouplement intervient au cours de la semaine suivant la dernière mue), nous permet de donner un ordre de grandeur de la durée du cycle pour chaque espèce (tableau 31). Comme la durée du développement varie avec le nombre de mues (pour la plupart des espèces considérées), nous utiliserons les données obtenues pour les individus ayant le nombre médian de mues de l'espèce (voir tableau 22).

Les femelles pondent donc leur premier cocon trois à quatre mois après leur éclosion. La durée des cycles est relativement courte et est compatible avec l'existence de deux à trois générations par an. Comme de plus, ces espèces pondent de nombreux cocons, que les oeufs se développent aussitôt et que la durée de vie adulte est supérieure à la durée du développement post-embryonnaire, il est possible de trouver des adultes en toutes saisons et le recouvrement des générations est important. Dans ces conditions, de très nombreux croisements entre apparentés deviennent possibles. Cette présence d'adultes tout au long de l'année est connue depuis longtemps dans le groupe *A. suspicax*. Les différences individuelles de développement et leurs conséquences au niveau de la reproduction maintiennent la diversité des phénotypes et des génotypes dans la population et facilitent l'adaptation des populations à des environnements variables.

	NJ	IP	DC
A. suspicax	80	17	97
A. folium	69	20	89
A. sclopetarius	69	32	101
A. umbraticus	91,5	29	120,5

Tableau 31 : Durées des cycles biologiques chez *Araneus suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*

NJ : durée du développement de l'éclosion à la mue imaginale; **IP** : délai séparant la mue imaginale et la première ponte pour les femelles accouplées au cours de la semaine suivant la mue imaginale; **DC** : ordre de grandeur de la durée en jours du cycle biologique.

L'éclosion de cocons à différents moments de l'année doit limiter la compétition interindividuelle des juvéniles pour l'espace et la nourriture. D'autant que les difficultés rencontrées par les juvéniles lors de la dispersion doivent entraîner une diminution importante des populations. Jocqué (1981) pense que la régulation du nombre des femelles adultes est plus dépendante de la densité que celle du nombre de juvéniles et des mâles. En effet, les femelles adultes accumulent une biomasse élevée en un temps très court et sont donc dépendantes des ressources alimentaires, de l'espace nécessaire à la construction de leur piège et du site de construction. Tous les sites de construction ne sont pas favorables, en raison de la répartition hétérogène des insectes dans le biotope (Pasquet et Krafft, 1980). Par ailleurs, les femelles adultes restent plus longtemps sur le même site que les juvéniles chez les *Argiope* (Enders, 1975) et chez *Araneus diadematus* (Le Berre et col., 1981). Chez une araignée individualiste, *Agelenopsis aperta*, chaque individu occupe un espace de chasse inversement proportionnel à la densité des proies (Riechert, 1976). Dans les colonies de *Cyrtophora citricola*, constituées d'une accumulation de toiles individuelles, c'est au niveau des toiles les plus efficaces que se réalise le plus grand nombre d'interactions (Rypstra, 1979). Chez les femelles adultes, le comportement territorial assure le maintien dans un site favorable et un espace suffisant pour assurer les besoins alimentaires d'un individu. Le polymorphisme intra-sexuel, mis en évidence chez les quatre espèces étudiées, au niveau de la taille doit avoir des répercussions sur les comportements de sélection de l'habitat et des partenaires sexuels, sur la compétition interspécifique et la structure des populations.

En résumé, les espèces étudiées présentent de nombreux points communs et quelques différences. Parmi les ressemblances, certaines se retrouvent chez de nombreuses espèces appartenant à des familles différentes d'araignées :

Développement

- adaptation du développement embryonnaire et post-embryonnaire avec les périodes chaudes de l'année,
- influence de la période grégaire sur la mortalité
- deux périodes crititiques de mortalité : 3ème stade et pénultième stade,
- polymorphisme pondéral et de taille intra et intersexuel,
- croissance rapide avec poids, taille et durée de vie adulte diminués,
- dimorphisme sexuel : poids, taille et durée de vie adulte inférieurs chez les mâles,
- durée de vie adulte supérieure à la durée du développement,
- plus d'un cycle biologique par an, coexistence d'individus à tous les stades de développement,
- quiescence hivernale à tous les stades de développement.

Reproduction

- comportement de cour de type C, accouplement en périphérie de la toile,
- femelles itéropares,
- agrégation des oeufs,
- présence d'oeufs non développés dans les cocons fertiles.

D'autres points communs sont plus caractéristiques des espèces étudiées :
- cohabitation possible du mâle et de la femelle dans la retraite ou l'abri de la femelle; un polymorphisme de type comportemental est suggéré,
- femelles réceptives une seule fois à l'accouplement (éléments contradictoires dans la littérature),
- mâles peuvent féconder plusieurs femelles,
- femelles à croissance lente : nombre de cocons limité, mais nombre d'oeufs élevé et jeunes de grosse taille,
- femelles à croissance rapide : nombre de cocons élevé, mais jeunes de petite taille.

Des différences séparent les espèces du genre *Larinioides* (*A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*) de celle du genre *Nuctenea* (*A. umbraticus*) :

Larinioides	*Nuctenea*
- milieux proche de l'eau	- milieux plus variables
- retraite soyeuse	- enfouissement dans un abri
- durée de développement rapide	- durée de développement plus lente
- viabilité des oeufs et des jeunes décroissante au froid	- viabilité des oeufs et des jeunes peu affectée
- pourcentage d'éclosion élevé	- pourcentage d'éclosion faible
- durée de vie adulte plus courte	- durée de vie adulte plus longue
- durée de vie adulte des femelles vierges et fécondées comparables	- durées de vie adulte des femelles vierges inférieures à celles des femelles fécondées
- ovogénèse déclenchée par l'appariement	- ovogénèse spontanée à maturation sexuelle

Entre les espèces du genre *Larinioides*, les différences observées sont peu marquées. Les paramètres mesurés se recouvrent souvent d'une espèce à l'autre. Ces espèces occupant le même type de micro-habitat dans la même aire géographique, elles sont sympatriques et syntopiques et par conséquent s'excluent l'une l'autre au niveau de leur habitat.

2. Du grégarisme à la vie solitaire

Les araignées orbitèles, pour la plupart d'entre elles, mènent une existence solitaire et aucune d'entre elles ne manifeste de soins aux jeunes. La femelle, le plus souvent, abandonne son cocon après la ponte. Elle entoure ses oeufs d'une ou plusieurs enveloppes de soie et choisit un emplacement abrité (Krafft, 1980). Toutefois, *Araneus suspicax* place ses cocons, les uns sur les autres, à l'intérieur de sa retraite. Celle-ci est remaniée avant chaque ponte. Le développement embryonnaire se déroule à l'abri de la retraite, en présence de la femelle. Ce comportement peut être considéré comme une ébauche du comportement parental.

Les jeunes araignées vivent groupées, de l'éclosion jusqu'à la fin du troisième stade post-embryonnaire, en partie à l'intérieur du cocon et en partie à l'extérieur. Puis, elles essaiment, muent et construisent une toile géométrique, déterminant leur territoire de chasse et de sécurité, les séparant de leurs congénères.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer le groupement des araignées au cours des premiers stades post-embryonnaires :

- Le comportement prédateur serait inhibé jusqu'à ce que les réserves vitellines des juvéniles soient assimilées (Bristowe, 1939).

- Les animaux présenteraient un comportement adaptatif à ce stade, inapproprié aux stades ultérieurs, car le groupement et la vie sur la toile "communautaire" ne participent pas à la mise en place fonctionnelle du comportement constructeur. Le groupement n'aurait alors qu'une fonction protectrice (Burch, 1979).

- Le groupement et la tolérance pourraient résulter d'une attraction par la soie du cocon et d'une absence de répulsion entre les juvéniles, ceux-ci n'ayant pas à défendre un espace pour assurer leur subsistance (Krafft et Leborgne, 1979).

- Le groupement correspondrait à une période de maturation nécessaire à la mise en place des comportements. Babu (1975) a montré qu'il y avait correspondance entre la formation du corps central, partie postérieure du système nerveux central, et l'expression du comportement constructeur chez un *Argiopidae*.

Aucune de ces hypothèses ne fait référence explicite à la nature du groupement. Le groupement temporaire des juvéniles des espèces solitaires est-il une réponse de ces derniers à un agent attractif extérieur ou est-il un phénomène social avec son corollaire, une communication entre les individus ? Au cours de cette phase de groupement précoce, les jeunes araignées ne présentent ni comportements agonistiques, ni cannibalisme, à l'instar des espèces sociales. Les mécanismes responsables de la cohésion des jeunes et les fonctions possibles de ce groupement ont été étudiés chez les araignées sociales (Darchen, 1965; Kullmann, 1968; Krafft, 1970). Ces auteurs insistent sur les conséquences importantes de l'isolement des juvéniles sur leur développement, la viabilité des juvéniles isolés étant nulle ou très faible. Ils ont mis en évidence les éléments constitutifs des sociétés d'araignées, à savoir : interattraction, reconnaissance spécifique, tolérance et coopération. La soie a un rôle déterminant dans ces sociétés; elle constitue un élément attractif, elle transmet des indices ou des signaux vibratoires et elle peut être le support de substance chimique de contact (Krafft, 1979; Tietjen et Rovner, 1980,1982). Ainsi, aucune espèce sociale n'existe parmi les araignées errantes sans toiles (Shear, 1970; Krafft, 1979). La communication est assurée en outre par un indice tactile peu spécifique, lié à la structure tégumentaire des araignées (Krafft, 1970b; Zimmermann, 1972) et par un signal chimique (Krafft, 1970b; Kullmann, 1972). Ces sociétés d'araignées à toiles géométriques seraient le résultat de la persistance du comportement grégaire des juvéniles chez les adultes (Krafft, 1979).

Malgré la singularité du groupement des juvéniles chez les araignées solitaires, peu d'études lui ont été consacrées. Canard (1984) a précisé les différents stades du début du développement post-embryonnaire de nombreuses espèces d'Aranéides et décrit leurs caractéristiques morphologiques. L'importance de l'oophagie au cours de la période de groupement des juvéniles a été mise en évidence chez diverses espèces (*Misumenops (Thomisidae)* : Schick ,1972; *Achaearanea tepidariorum (Theridiidae)* : Valerio, 1974; *Araneus suspicax (Argiopidae)* : Ramousse, 1986). Chez *Chiracanthium penatum*, les préjuvéniles sont capables de se nourrir d'oeufs, pourvu qu'ils appartiennent à leur espèce (Canard, 1984). Ceci suggère la possibilité d'une "reconnaissance" des oeufs de l'espèce. Burch (1979) étudie l'évolution des distances séparant les juvéniles pendant la phase grégaire et compare les premières toiles orbiculaires construites aux suivantes chez *Araneus diadematus*. Il met en évidence une maturation plus rapide pour des araignées groupées que pour des araignées isolées, ainsi que l'absence d'effet marqué de l'isolement sur la structure des toiles construites. Il conclut que la vie groupée, en particulier la période de vie sur la toile communautaire, permet simplement aux juvéniles, en favorisant leur protection, d'attendre des conditions atmosphériques favorables à leur dispersion et à la construction de leur toile individuelle. Enfin, l'importance de la température et de la vitesse du vent sur l'expression des comportements de dispersion aérienne a été mise en évidence chez les *Lycosidae* (*Pardosa*; Richter, 1970, 1971) et chez les *Argiopidae* (*Argiope*; Tolbert, 1977).

Nous avons entrepris de préciser les caractéristiques de ce groupement ainsi que les facteurs l'influençant pour proposer un modèle du rôle de cette période critique que constituent les passages d'un espace à un autre et d'un mode de vie à un autre.

2.1 - Matériel et méthodes

Des cocons d'*Araneus suspicax*, obtenus au laboratoire, sont isolés dès la ponte dans des boîtes de Petri. Ils sont placés dans une enceinte climatisée (photopériode 12/12 heures, 0 et 400 lux (130 µW/cm2) et température constante de 25°C ± 2°C) sur un lit de boules d'argile expansée fortement humidifiées. L'humidité relative moyenne est de 40 ± 5%.

Le jour de l'éclosion, des araignées sont extraites des enveloppes soyeuses du cocon et dispersées à la surface d'une boîte de Petri (diamètre 9,5 cm), dont le fond est recouvert de papier filtre, de façon à ce qu'elles soient séparées par la distance maximum.

Les juvéniles se déplacent librement dans l'arène. Leur repérage est réalisé à l'aide d'une grille divisant la surface de la boite en neuf secteurs égaux. Le nombre d'individus et leur position, au sol ou dans l'espace, dans chaque secteur d'une arène est noté chaque jour à la même heure. Les animaux sont pesés, par lot de dix, à l'éclosion et au moment de la dispersion. La présence, le nombre de deuxième et de troisième mues, le nombre de juvéniles morts, les cas de cannibalisme et la présence d'excrétats sont répertoriés pour chaque lot testé. La probabilité d'occurence du plus grand nombre d'individus regroupés dans le même secteur, pour une expérience donnée, est obtenue par la distribution binomiale (N= nombre d'individus dispersés; p = 1/9; Hays, 1963). Lorsque cette probabilité est inférieure à 0,001, nous considérons qu'il y a eu regroupement des individus.

Pour comparer les différentes situations expérimentales, plusieurs lots extraits d'un même cocon sont comparés, ceci afin de limiter les problèmes posés par la variation du poids des jeunes d'un cocon à l'autre ainsi que par la variation des vitesses de développement inter-cocons.

Le test binomial permet de calculer si le nombre d'expériences, pour lesquelles il y a eu regroupement significatif dans le même secteur, est différent du hasard (Hays, 1963; Verhoef et col., 1977).

Notre démarche expérimentale comporte quatre étapes :
- description de l'équipement sensoriel et son évolution au cours des stades *post-pulli* (Jp1) et juvéniles deux (J2),
- description, à partir d'enregistrements vidéos, et caractérisation des comportements tout au long de la période grégaire,
- exploration de l'univers perceptif des juvéniles, en utilisant la méthode des leurres, et détermination de l'importance des signaux attractifs en confrontant les jeunes araignées avec plusieurs d'entre eux simultanément (méthode des choix spontanés),
- détermination de la spécificité du groupement ("tolérance").

2.2 - Organisations morphologique et sensorielle

La connaissance précise de la morphologie, de la présence et de la localisation des organes sensoriels est un préalable à toute étude comportementale.
La distribution des organes des sens est obtenue par des observations d'exuvies en microscopie optique. Pour les détails, les observations sont réalisées au microscope électronique à balayage (S 600 Cambridge, CMEABG Lyon 1), à partir d'animaux entiers et vivants immergés directement dans le mélange fixateur (Glutaraldéhyde 3,75% final

tamponné au cacodylate de sodium 0,1 M final à pH 7,4; osmolarité 575 mOsm) pendant 16 h à 4° C. Après rinçage dans du cacodylate de sodium (0,1 M), la fixation est poursuivie dans du paraformaldéhyde à 1%, tamponné au cacodylate de sodium (0,1M; pH 7,4; pression osmotique 390 mOsm) pendant 3 heures. Les animaux sont ensuite rincés, postfixés dans l'acide osmique à 2%, déshydratés dans l'éthanol et passés progressivement au fréon. La technique du contournement du point critique n'apporte pas beaucoup d'avantage sur le fréon. Les animaux sont alors montés sur porte-objets et dorés pendant 3 minutes. Ce travail a été réalisé en collaboration avec E. Wurdak.

2.2.1 - Le deuxième stade post-embryonnaire (*post-pullus* Jp1)

C'est le premier stade d'allure aranéiforme : le céphalothorax est séparé de l'abdomen. Mais ce dernier est segmenté superficiellement (Figure 15.1). Les somites VIII à XIII sont visibles dorsalement comme chez la plupart des *Argiopidae* (*à l'exception des Gasteracanthinae chez qui seuls les somites VIII à XI sont visibles; Emerit, 1969*).

Le tégument n'est pas pigmenté. Il est lisse sur le céphalothorax et orné de spicules (4,5 ± 1,0 µm) sur l'abdomen (Figure 15.3). Sur des animaux vivants, l'imminence de l'exuviation n'est facilement décelable qu'à ce stade. En effet, les téguments non pigmentés des *post-pulli* permettent de repérer l'apparition des soies néo-formées. La durée de cette pré-mue est de sept heures (ema = 1 h; N = 10 Jp1 à 25° C.). *Ce phénomène, observé chez d'autres araignées (Peck & Whitcomb, 1970; Bonaric, 1980), correspond à la fin de la période de pré-mue ou apolysis ou phase D de l'intermue dont c'est le seul indice morphologique (Bonaric, 1980).*

Le crochet des chélicères est arrondi et le canal venimeux n'est pas ouvert (Figure 15.2).

Les pédipalpes présentent le nombre définitif d'articles. Les hanches ne sont pas différenciées en maxilles avec serrules. Les tarses portent une griffe impaire non dentée (Figure 15.5).

Les pattes locomotrices ont aussi leur nombre définitif d'articles, elles sont terminées par deux griffes simples (Figure 15.7). L'extrémité proximale de chacun des articles, au niveau des articulations, est couronnée de spicules dont le nombre diminue de la hanche au basitarse (Figure 15.4). Seuls les trois derniers articles portent des poils simples.

Les filières antérieures, médianes et postérieures (Figures 15.1 et 16.8) sont présentes. Elles ne portent aucune fusule, à l'exception des filières antérieures qui présentent une formation impaire, jamais décrite précédemment, qui pourrait être une fusule (Figure 16.8). D'autre part, un orifice s'ouvre dans la partie antérieure des filières médianes (diamètre 3 µm). Les filières postérieures ont une fossette comparable à celle des filières antérieures mais sans protubérance (Figure 16.8). L'orifice de l'anus est formé (39 x 7 µm; Figure 16.8), ainsi que les orifices pulmonaires.

Les organes sensoriels sont peu nombreux. Les quatre paires d'yeux sont visibles, sur l'animal vivant, par transparence, car ils sont entourés d'un anneau de pigmentation orangé. Ils ne sont pas protubérants (Figure 16.11); en effet, sur des coupes semi-fines, on peut noter l'absence de lentille cornéenne.

Seuls les trois derniers articles des pattes locomotrices et les deux derniers des pattes-machoires portent des poils lisses inclinés approximativement à 60° par rapport à l'axe de la patte. Leur taille varie entre 20 et 30 µm. Ils sont nombreux sur le tarse (une dizaine), alors qu'il y en a un seul sur le basitarse et un (P3, P4) ou deux (P1, P2) sur le tibia.

Un seul organe lyriforme se trouve sur le basitarse au niveau de l'articulation avec le tarse, sur tous les appendices locomoteurs (Figure 15.6). Cet organe lyriforme est formé de quatre fentes allongées perpendiculairement à l'axe de l'appendice.

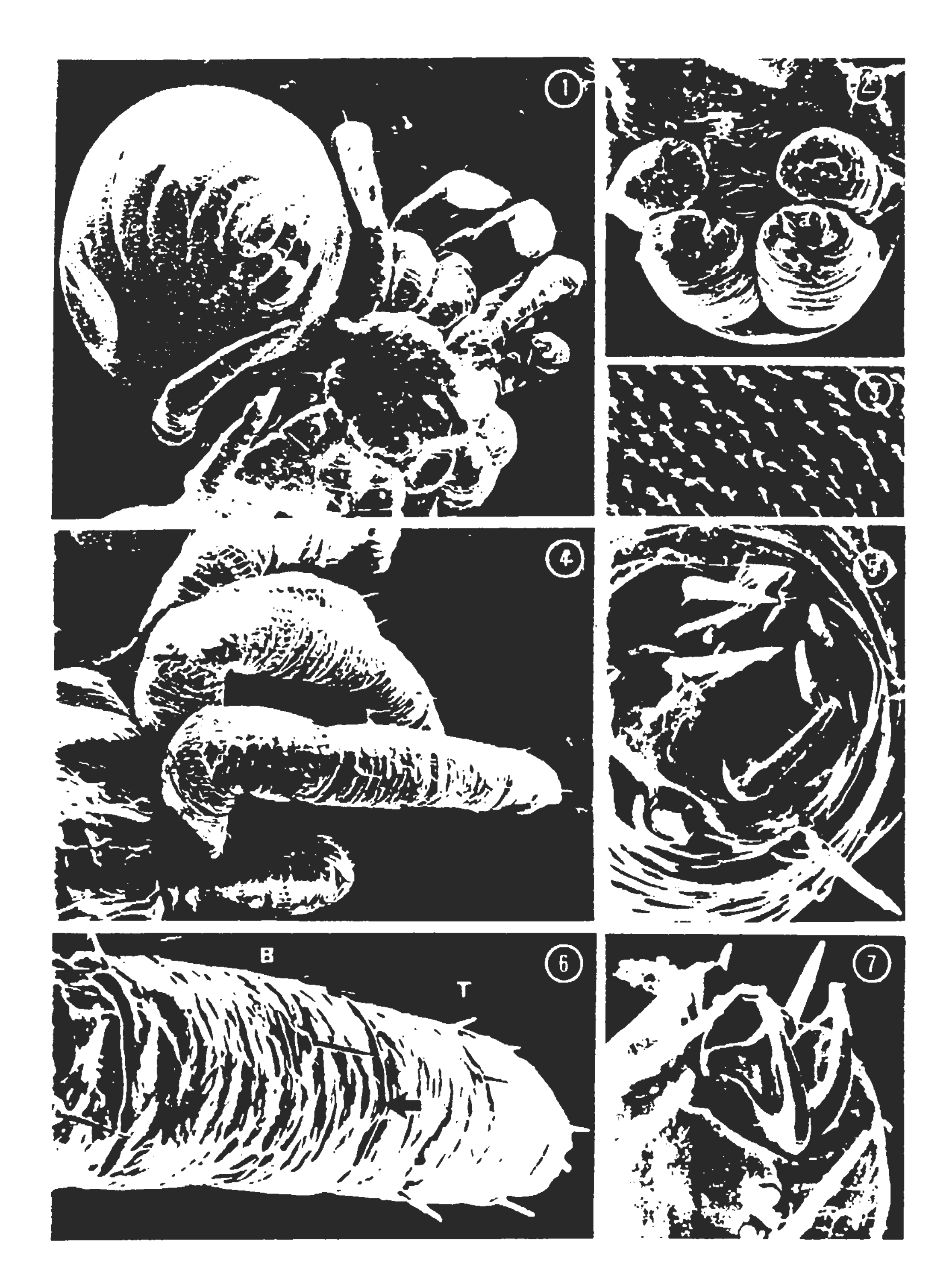


Figure 15 : Organisation du *post-pullus* d'*Araneus suspicax*

1 - Vue ventrale d'un post-pullus, x 49. Les appendices présentent leur nombre définitif d'articles. L'abdomen porte une segmentation superficielle.

2 - Chélicères et hanches des pédipalpes, x 98. Le crochet des chélicères est arrondi (a) et les hanches des pédipalpes ne se sont pas différenciées en lames maxillaires (b).

3 - Tégument de l'abdomen recouvert de spicules, x 280.

4 - Pattes-mâchoires et pattes ambulatoires, x 98. L'articulation des articles basaux est entourée d'une couronne de spicules alors que les articles apicaux portent des poils simples.

5 - Griffe tarsale impaire du pédipalpe entourée de nombreuses soies, x 980.

6 - Tarse (T) et basitarse (B) d'une patte ambulatoire, x 343. Présence d'un organe lyriforme basitarsal (flèche).

7 - Griffe tarsale d'un appendice locomoteur, x 980.



Figure 16 : Organisation du *post-pullus* d'*Araneus suspicax*

8 - Vue générale des filières et de l'anus, x 273. Noter la protubérance portée par les filières antérieures (a) et les orifices s'ouvrant sur les filières médianes (b). Filières postérieures (c). Anus (d).

9 - Filières antérieures, x 1561, avec une fusule sur chaque filière.

10 - Vue dorsale de l'abdomen du *post-pullus* juste avant la deuxième mue, x 112. Le tégument du *post-pullus* porte des spicules, le tégument du juvénile deux apparaît, au travers d'une déchirure, plissé et avec des rangées de longues soies barbelées.

11 - Vue dorsale du céphalothorax, x 105. Noter l'absence des protubérances oculaires en avant du céphlothorax (à gauche). Les flèches indiquent la position des yeux.

2.2.2 - Le troisième stade post-embryonnaire (Juvénile 2)

L'organisation future de la première nymphe (J2) apparaît, plusieurs heures avant l'exuviation, par transparence sous le tégument du *post-pullus* (Figure 16.10). Toute segmentation superficielle a disparu. Les téguments, translucides après la mue, se pigmentent progressivement les jours qui suivent et le canevas typique de l'espèce apparaît sur l'abdomen. Dès l'exuviation, l'extrémité des tarses, les crochets des chélicères et les serrules des lames maxillaires sont mélanisés. Vingt quatre heures plus tard, le céphalothorax s'assombrit. Quatre vingt seize heures après la mue, la coloration typique de l'espèce apparaît sur la partie dorsale de l'abdomen, alors que ventralement, le *colulus* est entouré de deux croissants noirs, et que les replis de la fente épigastrique se mélanisent. *Cette apparition progressive de la pigmentation a été observée chez de nombreuses araignées (Mascord, 1966; Emerit, 1969; Buchli, 1970).*

Le tégument du céphalothorax et des appendices est orné de structures polygonales (Figures 18.20 à 18.25), celui de l'abdomen est plissé (Figure 18.18 et 18.19).

Les chélicères se sont différenciées, leur tige possède une marge dentée (2-2), ainsi qu'un crochet dentelé, au niveau duquel s'ouvre l'orifice de la glande à venin (Figure 17.16). Le nombre de dents sur les marges chélicériennes est un critère utilisé pour identifier les stades juvéniles. Il est constant pour un appendice donné chez tous les individus. Seules deux exceptions sur quarante observations ont été constatées : 2-1, 2-2 et 2-3, 2-3 au lieu de 2-2, 2-2. *La stabilité du nombre de dents chélicériennes à ce stade a été montrée chez* Dolomedes *(2-3, 2-3; Bonnet, 1940), chez* Macrargus rufus *(1-2, 1-2; Christophe, 1973) et chez* Pisaura mirabilis *(2-3, 2-3; Bonaric, 1980).*

Les pédipalpes se sont transformés, leur hanche est élargie en maxilles serrulés (34 dents; Figure 17.16 et 17.17) et leur tarse se termine par une griffe dentée (4 dents; Figure 17.15). Les deux griffes se trouvant à l'extrémité des tarses des pattes locomotrices sont, elles aussi, dentées (P1 : 8; P2 : 7; P3 : 5; P4 : 5 dents) et entourent une troisième griffe pourvue d'une dent (Figure 17.13).

Toutes les filières portent des fusules : filières antérieures (2 grosses et 8 petites fusules), filières médianes (4), filières postérieures (6) (Figure 18.18). L'orifice de l'anus est ceinturé par plusieurs rangées de poils.

Les organes sensoriels sont beaucoup plus nombreux et diversifiés. Les yeux sont maintenant protubérants car la lentille cornéenne (formée de plusieurs lamelles superposées) s'est différenciée. Les yeux antéro-médians sont les plus importants (diamètre 80 µm), viennent ensuite les postéro-médians (60 µm) et les latéro-postérieurs (50 µm).

Toutes les parties du corps de l'animal sont ornées de soies. Celles de la partie dorsale du céphalothorax dessinent un canevas typique (15 soies). L'abdomen est couvert de rangées de soies barbelées (170 µm; Figure 17.12). Les appendices portent des poils tactiles barbelés (environ 1400; longueur 70 à 100 µm), des poils chémorécepteurs sur les trois premiers articles des pattes locomotrices et sur les deux premiers articles des pédipalpes et des trichobothries (1 sur les tibias des pédipalpes, de P1 et P2, et sur les basitarses de tous les appendices locomoteurs : 2 sur les tibias de P3 et de P4) (Figures 17.13, 17.17, 18.21, 18.22, 18.24). *La trichobothriotaxie (nombre et répartition des trichobothries) est utilisée pour reconnaître les stades de développement chez les araignées. A ce stade, la variation du nombre de trichobothries est nulle, comme chez* *Pisaura mirabilis* *(Emerit et Bonaric, 1975 a et b).* Tous ces poils sont répartis, de façon prépondérante, sur les premiers articles des appendices.

Un organe tarsal se trouve sur le quart distal de chacun des tarses des appendices locomoteurs et dans le premier tiers proximal des tarses des pédipalpes (diamètre externe : 7,8 ± 0,5 µm; diamètre de l'ouverture : 2,7 ± 0,1 µm).



Figure 17 : Organisation du juvénile deux d'*Araneus suspicax*

12 - Vue dorsale de l'animal entier, x 45.

13 - Extrémité tarsale de l'appendice locomoteur 1, x 1820. Présence de trois griffes : deux d'entre elles portent huit dents, la troisième ne porte qu'une seule dent. Elles sont entourées de poils tactiles barbelés (a) et de poils lisses chémorécepteurs (b).

14 - Appendices locomoteurs, x 105. Noter la présence d'un organe tarsal (a) dans le quart distal du tarse, de trichobothries (b) sur le basitarse et le tibia, de chémorécepteurs (c) et de l'organe lyriforme basitarsal (d).

15 - Extrémité tarsale d'un pédipalpe, x 1260. Poils tactiles (a) et chémorécepteurs (b) entourent la griffe impaire (quatre dents).

16 - Chélicères et lames maxillaires serrulées avec la scopula, x 182. Noter la présence d'organes lyriformes sur les chélicères (a), les fentes lyriformes sur les lames maxillaires et sur le tarse du pédipalpe (b).

17 - Lame maxillaire, x 980. Elle porte une serrula bordée de poils chémorécepteurs (a) à l'extérieur, et la scopula à l'intérieur (b).



Figure 18 : Organisation du juvénile deux d'*Araneus suspicax*

18 - Filières et anus, x 210. Noter la présence de fusules sur chacune des filières.

19 - Face ventrale du pédicule, x 217. L'ornementation du pédicule diffère de celle de l'abdomen, sur la droite. Le pédicule porte des points d'attache musculaires (a). En arrière, apparaît la fente épigastrique (b).

20 - Protubérances oculaires sur le céphalothorax, x 21.

21 - Tibia et patella du pédipalpe, x 406. Les poils tactiles (a), une trichobothrie (b), un chémorécepteur (c) et l'organe lyriforme patellaire (d) sont visibles.

22 - Tarse et basitarse d'une patte locomotrice, x 490. Présence de l'organe lyriforme basitarsal (a) et de l'organe tarsal (b).

23 - Organe tarsal, x 3325.

24 - Lyrifissure tarsale, x 700.

25 - Détails de la lyrifissure, x 2310. Point d'insertion dendritique marqué par une flèche.

Le nombre des organes lyriformes est de quatorze pour les appendices locomoteurs et de douze pour les pédipalpes, et chacun des tarses de ces appendices porte trois lyrifissures. Chaque chélicère présente trois organes lyriformes et une lyrifissure, le sternum trois lyrifissures sur chacune de ses marges, et le pédicule deux organes lyriformes. Un individu porte, ainsi, approximativement 500 fentes, dont 90 % se trouvent sur les appendices.

2.2.3 - Conclusion

Ces deux stades sont caractérisés par l'apparition de structures nouvelles (griffes, crochets des chélicères, organes lyriformes, yeux chez le *post-pullus*; trichobothries, poils tactiles et chémorécepteurs, lyrifissures, organe tarsal chez le jeune 2) et la disparition de structures (spicules)(tableau 32), alors que la plupart des stades suivants ne se distinguent les uns des autres que par l'augmentation du nombre de lyrifissures, de fentes des organes lyriformes, de trichobothries...

	Post-pullus	**Juvénile deux**
Aspect général	de petite araignée	
Tégument	- Non pigmenté - avec spicules	- Pigmenté - sans spicules et plissé
Organes sensoriels	- Yeux, sans lentilles - Soies simples - un seul organe lyriforme par patte	- Yeux avec lentilles - Soies tactiles - Soies chémoréceptrices - Trichobothries - Organe tarsal - Nombreux organes lyriformes par patte - Lyrifissures
Chélicères	Crochet arrondi, sans ouverture du canal à venin	Crochet denté avec canal à venin ouvert
Serrule des maxilles	absente	présente
Filières	Non fonctionnelles, absence des fusules	fonctionnelles, fusules présentes

Tableau 32 : Caractères morphologiques des deuxième et troisième stades post-embryonnaires chez *Araneus suspicax*

<u>Le deuxième stade post-embryonnaire (premier stade mobile chez *Araneus suspicax*) présente les caractères définissant le stade *post-pullus*. Ces araignées, autonomes au niveau trophique, sont alors groupées à l'intérieur du cocon. Leur équipement sensoriel est réduit.</u> Cependant, Le Berre (1979) a mis en évidence l'existence de mouvements individuels et collectifs, à l'intérieur du cocon, en liaison avec le rythme nycthéméral. Ceci laisse supposer que la lumière est le synchronisateur du rythme

d'activité et que les yeux perçoivent les variations lumineuses et interviennent, vraisemblablement, sur la mise en place de l'organisation temporelle du comportement des animaux. La présence de l'organe lyriforme métatarsal, reconnu comme extrêmement sensible aux vibrations chez différentes espèces d'araignées adultes (Walcott & Van der Kloot, 1959; Liesenfeld, 1961; Barth, 1981), pourrait indiquer l'importance des phénomènes vibratoires chez ces araignées orbitèles.

Le troisième stade post-embryonnaire se distingue du stade précédent par l'apparition de diverses structures liées à la vie de relation : organes méchanorécepteurs, chémorécepteurs, organe tarsal, les yeux, filières fonctionnelles, tégument plissé permettant une dilatation importante de l'abdomen après une ingestion. Cette adaptation est caractéristique des prédateurs opportunistes (Anderson, 1974).

Le développement et la diversification des organes sensoriels sont très importants. Les différents types de méchanorécepteurs sont présents :

- Les griffes jouent un rôle déterminant lors des déplacements de l'araignée sur ses fils, et ont une fonction méchanoréceptrice (Foelix, 1970b).
- Les épines articulées ne répondent probablement qu'au contact.
- Les poils tactiles, sensibles au contact direct et innervés par trois neurones, sont moins nombreux que chez l'adulte (environ 10 000; Foelix & Chu-Wang, 1973).
- L'assortiment de trichobothries, excitables par des courants d'air à basse fréquence (Görner & Andrews, 1969), se complètera de stade en stade. Elles possèdent une sensibilité directionnelle (Görner, 1965; Harris & Mill, 1977; Reissland & Görner, 1978) qui, après intégration des informations provenant de chaque côté du corps, permettrait une orientation de l'araignée face à une source vibratoire.
- Les organes lyriformes et lyrifissures fonctionnent comme des jauges de contrainte, détectant les déformations de la cuticule (Barth, 1978). Tous les organes lyriformes dénombrés sur les pattes ambulatoires d'adultes d'une espèce voisine (*Araneus sclopetarius* : Vogel, 1923) sont présents, mais le nombre de fentes, pour chacun d'eux, est inférieur ainsi que la longueur des replis les constituant. Or, l'accroissement du nombre de fentes d'un organe lyriforme permet d'augmenter le nombre de stimulus analysés en un site spécifique, facilite la discrimination des stimulus et sa sensibilité est proportionnelle à sa longueur (Barth, 1976). Les lyrifissures, chez ce juvénile, sont encore peu nombreuses comparées à celles de l'adulte (Vogel, 1923; Barth & Libera, 1970). La fonction de certains organes lyriformes et de quelques lyrifisssures est connue : l'organe métatarsal (Walcott & Van der Kloot, 1950), l'organe patellaire (Finck, 1981) et les deux fentes isolées près des chélicères (Barth, 1976) sont sensibles aux vibrations; les organes du fémur et du tibia des pattes ambulatoires sont impliqués dans l'orientation kinesthésique (Seyfarth & Barth, 1972) et la fente simple, en arrière des griffes tarsales, est sensible aux vibrations des supports (Barth, 1971).
- Les poils chémorécepteurs de contact, plus courts et moins inclinés que les poils tactiles, ont une innervation multiple (20 neurones; Foelix, 1970). Ils ne se trouvent que sur les trois premiers articles des appendices chez ce juvénile, alors que seuls les hanches et les trochanters n'en possèdent pas chez l'adulte, où ils sont dix fois plus nombreux.
- Les organes tarsaux, richement innervés, sont probablement impliqués dans la perception de stimulus chimique (Blumenthal, 1935; Foelix, 1970; Dumpert, 1978).

La richesse en récepteurs sensoriels peut satisfaire les conditions de mise en place d'un système de communication. L'ampleur des remaniements morphologique et sensoriel permet aux juvéniles du troisième stade post-embryonnaire de répondre aux nécessités fonctionnelles liées à la vie "solitaire". Ces remaniements sont le signe de l'émergence des comportements différents qui vont être à présent décrits.

2.3 - Comportements

Les araignées des deux premiers stades juvéniles (Jp1 et J2) sont en situation "grégaire". En effet, elles se trouvent en contact forcé et étroit, avec leurs congénères de la même ponte, à l'intérieur des enveloppes soyeuses tissées par la mère.

2.3.1 - En présence des enveloppes soyeuses du cocon.

2.3.1.1 - Comportements des *post-pulli* (Jp1)

Les *post-pulli* (Jp1) forment une boule unique à l'intérieur du cocon. Seuls leurs abdomens émergent de cette boule. Ces juvéniles manifestent ainsi un comportement d'enfouissement. Des mouvements des appendices et des déplacements sont observables. Ils concourent à l'accumulation, à un pôle du cocon, des coquilles vides et à la distension des enveloppes du cocon. L'examen, à la loupe, permet de distinguer des mouvements individuels de courte durée (quelques secondes) au cours de phase de faible activité, et des mouvements collectifs dont la durée d'expression est supérieure à la minute. Cette activité motrice est maximum pendant les séquences d'éclairement. Une stimulation tactile ou lumineuse (et thermique) d'un cocon entraîne l'apparition d'activités motrices collectives. Des Jp1, extraits d'un cocon et replacés à la surface d'un cocon vide, se regroupent complètement à l'intérieur de la soie. La recherche du contact avec les congénères s'exprime, donc, dès ce stade.

2.3.1.2 - Comportements des Juvéniles deux (J2)

Les J2 se distinguent des *post-pulli* (Jp1) par leur changement de coloration. Les juvéniles 2 passent par trois états successifs : groupés au sein du cocon, groupés à proximité du cocon sur une "toile communautaire" puis essaimage avant la mue marquant le passage au stade juvénile 3.

Au sein du cocon, les mouvements collectifs sont plus fréquents et abondants qu'au stade précédent; ils sont cependant toujours maximum au cours des périodes d'éclairement. Cette activité motrice est augmentée par une stimulation tactile des araignées au travers de la soie, et provoque un regroupement des animaux à l'opposé de la source de stimulation.

Après plusieurs jours de groupement dans le cocon, les juvéniles en sortent progressivement et tissent des fils sur lesquels ils se regroupent. Ils manifestent alors une géotaxie négative. Ces fils constituent une toile "communautaire" dont la structure n'est pas "géométrique". Ce regroupement se fait, dans nos conditions, dans la zone la plus éclairée (phototaxie positive). Les animaux sont toujours tolérants les uns vis-à-vis des autres. Ils se croisent sur le même fil sans présenter de comportements agonistiques. Un choc ou l'arrivée d'une drosophile sur la toile "communautaire" provoquent la dispersion des juvéniles qui se rassemblent un peu plus tard.

Après quelques jours de vie communautaire à l'extérieur du cocon, l'essaimage se fait progressivement. Les animaux se laissent entraîner par les courants d'air au bout d'un fil de soie exsudé des filières ou grimpent le long d'un fil de dispersion de congénères plus précoces. A partir de ce moment, les araignées présentent de nouvelles interactions : orientation en direction d'un congénère, ébranlement du fil sur lequel elles se trouvent avec les P1-P2, poursuite, tentative de capture comme le font les adultes en présence d'une proie et lors des contacts : immobilisation de l'un des partenaires, élévation des P1 (figure 19). Le comportement constructeur de toile "géométrique" s'exprime alors souvent dans les heures suivant l'essaimage.

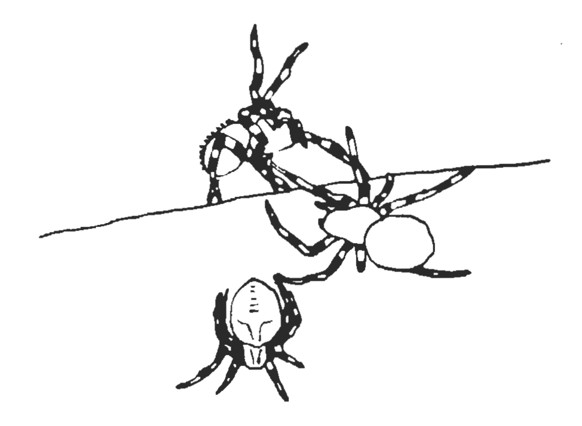


Figure 19 : Exemple de comportement émis par les juvéniles deux en présence d'un congénère chez *Araneus suspicax*.
Elévation des P1. Dessin d'après photographie.

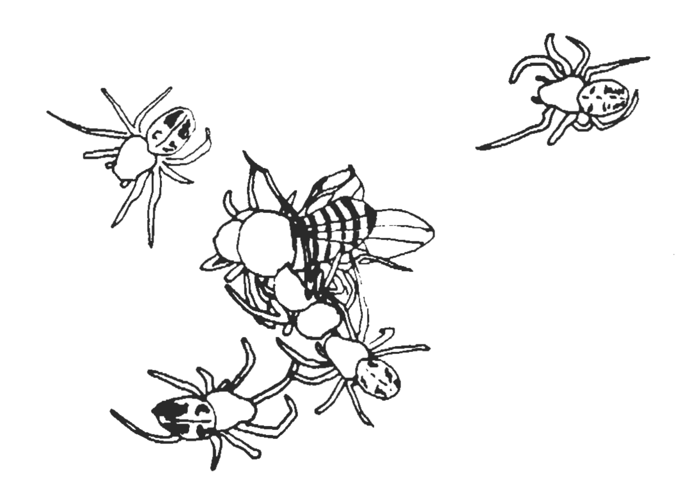


Figure 20 : Consommation collective d'une proie par des juvéniles deux chez *Araneus suspicax*
Dessin d'après photographie.

2.3.2 - En l'absence des enveloppes soyeuses

La suppression des enveloppes du cocon révèle une masse d'oeufs agglomérés les uns aux autres. La séparation des oeufs est une opération délicate. Elle est plus facile les deux ou trois derniers jours précédant l'éclosion. La surface du chorion est recouverte de granules de tailles différentes. Austin et Anderson (1978) ont suggéré que ces sphères sont formées d'une sécrétion, produite au moment de la ponte des oeufs, dont la fonction serait de maintenir collés les oeufs entre eux. Ces granules peuvent se retrouver sur les téguments et les poils des stades *post-pullus* (Jp1) et juvénile deux (J2; figure 15-22).

2.3.2.1 - Comportements des *post-pulli* (Jp1)

Après l'éclosion, les *post-pulli* (Jp1) sont en partie dispersés du fait des mouvements qu'ils effectuent pour se dégager des enveloppes des oeufs. Sur une surface rugueuse, ils se tiennent dressés sur leurs pattes et pédipalpes, l'abdomen touchant le sol. La présence de griffes à l'extrémité des pattes est déterminante pour la station dressée car les animaux placés sur une surface lisse ne peuvent se maintenir droits. Les animaux, mis sur le dos sur une surface de type papier, se retournent après des mouvements de balancements du céphalothorax et de détente des pattes en s'aidant de leurs griffes (durée médiane = 120 secondes 6/10; ema = 300s 3/10; N = 10). Bien qu'ils se déplacent et qu'ils s'agrippent l'un à l'autre lorsqu'ils se rencontrent, ils ne se regroupent pas dans ces conditions. Les individus restés groupés s'enfouissent les uns sous les autres de la même façon que dans le cocon. Une stimulation directe d'un individu au repos entraîne un déplacement de ce dernier et en aucun cas une immobilisation réflexe. Aucune trace de sécrétion de soie n'est décelable ni aucune trace d'excrétats.

2.3.2.2 - Comportements des juvéniles deux (J2)

Les juvéniles deux, dispersés, se regroupent progressivement et restent ainsi, plusieurs jours, en contact étroit les uns avec les autres, formant un amas épais. Les araignées tissent de la soie qui constitue un réseau recouvrant le sol de l'arène. Ce réseau est plus dense au niveau du lieu de regroupement. Il forme à ce niveau un maillage de soie auquel les juvéniles deux s'accrochent lorsque l'on essaye de les séparer. Le groupe constitué est extrêmement stable. Il n'est modifié ni par un choc, ni par un courant d'air, les premiers jours du groupement. Mais, plus on se rapproche du moment d'essaimage, plus la sensibilité des animaux à ces deux facteurs augmente.

Les déplacements des animaux se font avec aisance. Leurs pédipalpes et leur abdomen ne touchent plus le sol. Le redressement de ces jeunes est immédiat quelle que soit la nature du support. Ces déplacements se font d'abord au niveau du support, avec dépôt d'un fil de cheminement, puis dans les trois dimensions de l'espace grâce aux fils de cheminements tendus dans tout l'espace disponible.

A la suite d'un choc direct, trois comportements peuvent se manifester, chez un individu séparé des autres : soit la fuite, soit l'immobilisation pattes écartées, soit l'immobilisation pattes rabattues contre le corps (immobilisation dite réflexe).

Une araignée, placée à l'extrémité d'un pinceau, se laisse tomber, accrochée à un fil de soie. Cette descente est contrôlée, l'araignée peut l'accélérer, la ralentir ou la stopper, avec ou sans l'aide d'une de ses P4. Au cours de la chute, soit tous les appendices sont écartés, soit une des P4 tient le fil de chute et les P1 et P2 balayent l'espace. Après un arrêt, l'araignée est capable de remonter le long du fil en recueillant le surplus de fil.

L'approche d'une araignée immobile, par un congénère, ne déclenche pas de réaction de cette dernière, sauf quelquefois, au moment du contact où les deux animaux se

déplacent de concert. Lorsque des oeufs non éclos sont présents, il est possible d'observer des juvéniles, les chélicères engagées dans un oeuf. Dans une boîte de Petri, ces jeunes araignées peuvent capturer une proie et la consommer à plusieurs (figure 20). Dans ce dernier cas, des traces d'excrétats apparaissent sur le sol.

Dans les boîtes de Petri, où l'essaimage ne peut se réaliser pleinement, les araignées augmentent leurs distances interindividuelles. L'introduction d'une proie entraîne des interactions nombreuses entre congénères, mais un seul d'entre eux capture la proie et la consomme. En l'absence de proie, quelques cas de cannibalisme sont observés, mais le plus souvent l'activité motrice les araignées diminue et elles meurent d'inanition. En effet, même après l'essaimage, elles ne construisent jamais de toile géométrique dans ces conditions. Par contre, lorsque le cocon a été placé dans une boîte de plus grande taille (boîte rectangulaire), il est parfois possible d'observer une toile individuelle après la dispersion des juvéniles. Dans ce type de boîte, le cannibalisme est aussi plus fréquent.

2.3.3 - En isolement

2.3.3.1 - Isolement du *post-pullus*

Des *post-pulli*, extraits d'un cocon, sont isolés individuellement, soit dans une boîte de Petri (BP) placée horizontalement, soit dans une boîte rectangulaire (BR), contenant un cadre en carton.

Isolement en l'absence de proies

Vingt individus, provenant de deux cocons différents, sont isolés chacun dans chaque type de boîte (BP et BR). Ils ne reçoivent de proies qu'après la construction de la première toile individuelle.

Les *post-pulli* restent au niveau du sol, comme dans un premier temps les juvéniles deux. Ces derniers déposent un fil de cheminement repérable avec un pinceau. Puis, ils vont grimper le long des parois ou sur le cadre de carton et tendent des fils aériens. La majorité d'entre eux va, alors, tisser une retraite. Ce type de construction est plus précoce dans les boîtes de Petri que dans les boîtes rectangulaires. Celles-ci, avec le cadre en carton et la présence de coins, offrent plus d'abris. Par contre, les animaux des BR construisent une toile individuelle (Figure 21B), avant la dispersion de leurs congénères laissés dans le cocon (quinzième jour après l'éclosion). Ces constructions sont absentes des BP, même après le moment de dispersion (Tableau 33). Au cours de leurs déplacements, les juvéniles apprécient l'importance du volume disponible et la qualité des supports (carton), ils repèrent la présence de coins favorables à une installation. Toutes ces araignées meurent avant d'atteindre le stade juvénile trois.

	fils aériens	retraite	1 ère toile
BP	7 (5-10)	7 (6-12)	-
BR	8 (7-11)	12 (8-14)	12 (9-18)

Tableau 33 : Moment d'expression des comportements de tissage au cours du stade J2, en absence de proies, chez *Araneus suspicax*

BP : boite de Pétri; **BR** : boite rectangulaire. Pour chaque comportement de tissage est donné le moment (en jours à partir de l'éclosion) où la moitié au moins des individus testés a réalisé ce comportement. Les moments extrêmes sont précisés entre parenthèses. Le moment de construction des toiles ébauchées est difficile à déterminer et n'est pas indiqué dans le tableau.

Les fils aériens, d'abord tendus entre deux points, se multiplient au départ de la retraite et s'organisent. Ils se croisent et plusieurs d'entre eux s'entrecoupent au même point formant l'esquisse d'une structure rayonnante (Figure 21A). Les juvéniles

stationnent longtemps à ce noeud, avant de tisser une toile "géométrique" caractéristique. La construction d'une retraite précède, dans ces conditions, celle d'une toile "ébauchée" puis d'une toile "géométrique".

Dix juvéniles isolés dans des boîtes de Petri, n'ayant construit aucune toile"géométrique" le cinquième jour suivant la dispersion de leurs témoins dans le cocon, reçoivent chacun, à partir de ce jour, une drosophile. Au cours des trois jours suivant l'introduction de proies dans ces boîtes, sept de ces araignées avaient tissé une toile. Les proies lors de leurs déplacements, ébranlent les fils de cheminement tissés par l'araignée et lui signalent ainsi leur présence.

La perception des qualités de l'espace, dans lequel se trouvent les juvéniles, et de la présence de proies sont déterminantes pour l'expression du comportement constructeur de toile.

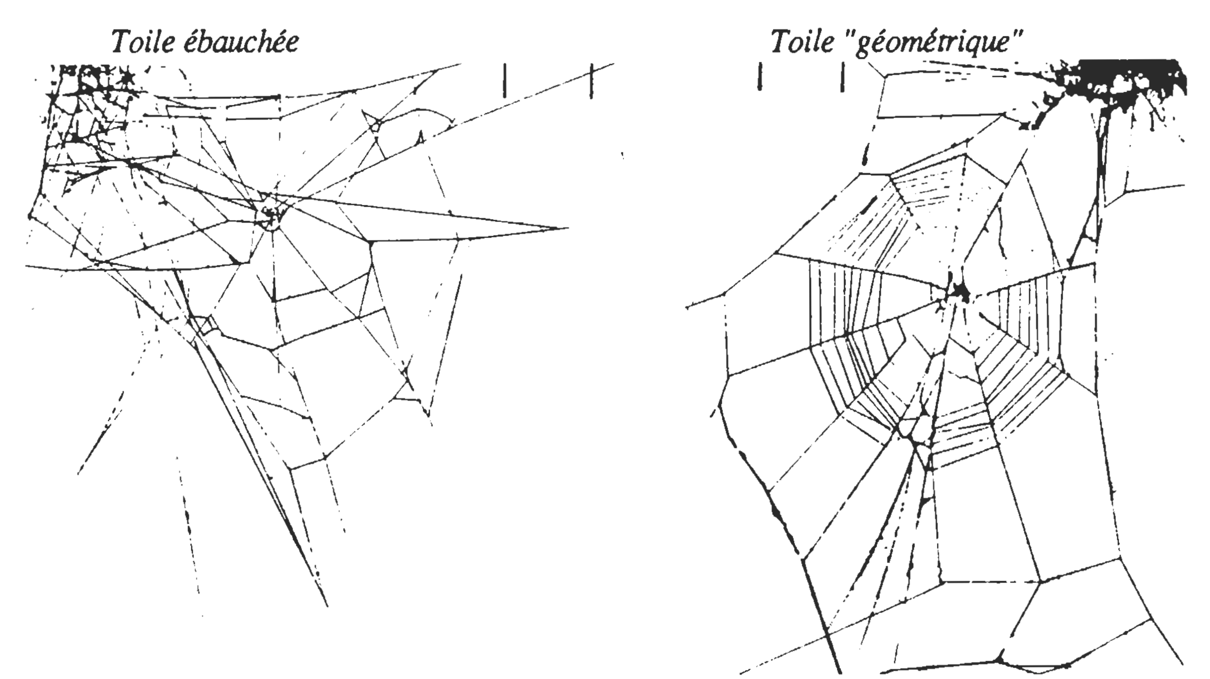


Figure 21 : Toile ébauchée et première toile individuelle chez *Araneus suspicax*

Isolement avec proies

Dix *post-pulli* sont isolés chacun dans les deux types de boîtes (BP et BR). Mais dès le premier jour de séparation une drosophile est introduite dans la boîte.

Nous retrouvons, dans le même ordre, le tissage de fils aériens, de retraite, de structures rayonnantes ou pré-toile et de toile individuelle. Si le moment d'apparition des premiers fils aériens coïncide avec celui de la condition précédente, les autres constructions sont plus précoces. En particulier, toutes les araignées des boîtes de Petri tissent une toile "géométrique" (tableau 34). Nous retrouverons cette stimulation de l'activité constructrice par la présence des proies chez l'adulte (3.4.1.7).

	fils aériens	retraite	1ère toile
BP	7,0 (5-7)	9,0 (8-15)	10 (7-13)
BR	7,0 (4-11)	9,5 (7-14)	11 (7-14)

Tableau 34 : Moment d'expression des comportements de tissage au cours du stade J2, en présence de proie, chez *Araneus suspicax*

Mêmes légendes que le tableau 33.

La réalisation des toiles individuelles précède de plusieurs jours le moment de

dispersion des animaux témoins (quinzième jour après l'éclosion). Cependant, un laps de temps reste nécessaire, après la deuxième mue (quatrième jour après l'éclosion), à la mise en place des comportements constructeurs. Ainsi, la construction de la retraite et de la première toile individuelle n'interviennent jamais avant le 7ème jour. Dans ces conditions, la plupart des individus parviendront à muer pour la troisième fois.

L'isolement des juvéniles, en présence de proies, entraîne une expression plus précoce des comportements constructeur de retraite et de toile individuelle que chez leurs congénères groupés. La construction d'une toile individuelle comparable à celle de l'adulte est précédée par des constructions imparfaites, des ébauches de toile.

2.3.3.2 - Isolement à différents moments

Boîtes rectangulaires

Elles présentent l'avantage d'avoir un volume important par rapport à l'animal et de disposer d'un support en carton sur lequel les araignées peuvent s'installer. Dans ces cas, il est possible d'observer les constructions et de les photographier.

A partir d'un cocon, dix individus sont isolés chacun dans des boîtes rectangulaires successivement, le jour de l'éclosion, le jour de la deuxième mue (4ème jour après l'éclosion), le cinquième jour et le dixième jour après cette mue (le jour précédant la dispersion des araignées témoins du cocon). Cette opération est réalisée avec trois cocons différents. Une drosophile est introduite chaque jour dans chaque boite. Les juvéniles laissés dans le cocon servent de témoins.

	fils aériens	retraite	1 ère toile
J E	7 (4-10)	8 (7-10)	10 (8-15)
J 2M	7 (6-10)	7 (7-10)	10 (8-11)
J 5	11 (11-13)	12 (11-13)	13 (12-15)
J 10	14 (14-15)	14 (14-16)	15 (14-17)

Tableau 35 : Moment d'expression des comportements de tissage en fonction du moment d'isolement des araignées dans des boîtes rectangulaires
JE : isolement le jour de l'éclosion; **J2M** : isolement le jour de la 2ème mue; **J5** : isolement le cinquième jour suivant la 2ème mue; **J 10** : isolement le dixième jour suivant la 2ème mue (avant la dispersion des J2 laissés dans le cocon). Mêmes légendes que tableaux 33 et 34.

La construction de toile ébauchée (pré-toile) ne s'observe que dans les conditions J E et J 2M. Ce type de structure est absent dans les conditions J 5 et J 10, ainsi que chez les juvéniles témoins, séparés après l'essaimage (le quinzième jour après éclosion) et mis dans une boîte individuelle contenant une proie. Ces derniers construisent une toile géométrique dans la journée et pour la plupart dans l'heure qui suit l'isolement, mais la retraite n'est tissée, généralement, qu'au cours des jours suivants.

La précocité de l'expression des activités de tissage augmente avec celle de la séparation des araignées (tableau 35) et avec la présence de proies (tableaux 33 et 34).

Boîtes de Petri

Les araignées sont isolées après la dispersion, soit en l'absence de proies (drosophiles), soit en présence de proies.

Dans le premier cas, vingt juvéniles, dont le poids a décru au cours de la période grégaire, sont séparés. Leur poids médian est de 0,45 mg (ema = 0,09). Aucun d'entre eux ne tisse une toile au cours des trois jours qui suivent leur isolement. Dans les mêmes conditions, sur vingt araignées, dont le poids a augmenté au cours de la phase de groupement (oophagie; poids médian = 0,7 mg; ema = 0,16), dix ont construit une toile

individuelle dans les trois jours suivant leur isolement.

Dans le deuxième cas (en présence de proies), quatorze des vingt araignées ayant perdu du poids (P = 0,5 mg; ema 0,05) et dix neuf des vingt juvéniles ayant gagné du poids (P = 0,7 mg; ema = 0,18) ont tissé une toile.

La construction de toiles "géométriques" est significativement plus fréquente (ddl = 1; Cc = 26,72; $p \leq 0,001$) en présence de proies quel que soit l'état des juvéniles. Cependant, la présence de réserves alimentaires importantes est un facteur facilitant l'expression du comportement constructeur de toile.

2.3.4 - Conclusion

Le répertoire comportemental des araignées au cours des deuxième et troisième stades post-embryonnaires traduit leur niveau d'organisation morphologique et sensoriel (Tableau 36).

	Post pullus	Juvénile 2		
Grégarisme	passif	actif	actif	fin
Activité motrice	diurne	diurne	diurne	tend à devenir nocturne
Immobilisation	absente	réflexe	réflexe	réflexe
Prédation	absente	oophagie	cannibalisme	toile individuelle
Excrétats	absents	absents	absents	présents
Sécrétion de soie	absente	fils de cheminement	toile communautaire	toile individuelle
	Vie dans le cocon	Vie dans le cocon		
		Vie groupée	Vie groupée	
				Vie solitaire

Tableau 36 : Répertoire comportemental des *post-pulli* (Jp1) et des juvéniles deux (J2)

Les araignées du deuxième stade (Jp1), autonomes au niveau trophique, acquièrent l'autonomie locomotrice. Le troisième stade, avec l'apparition des organes sensoriels liés à la vie de relation, est caractérisé par la perte progressive de l'autonomie trophique et l'émergence du comportement constructeur de toile individuelle et du comportement prédateur. Parallèlement, les *post-pulli* sont maintenus groupés par la soie du cocon alors que les juvéniles deux se regoupent activement plusieurs jours durant. Leur dispersion s'accompagne de la réalisation d'une toile "géométrique" et de la délimitation d'un territoire individuel. Mais les mécanismes responsables du maintien du groupement des juvéniles deux et ceux responsables de sa disparition ne sont pas connus. Ils seront étudiés au cours du prochain paragraphe.

L'isolement des jeunes araignées entraîne une modification importante des comportements exprimés. Bien que certains individus puissent se développer jusqu'à la maturité sexuelle (au laboratoire), la mortalité des juvéniles isolés est plus importante au stade J2 que celle des araignées groupées. Cette mortalité sélectionne les individus qui

possèdent les réserves vitellines les plus importantes. L'isolement se traduit par une augmentation du métabolisme des individus ayant survécu, l'accélération de leur développement et une expression précoce des comportements constructeurs (fils aériens, retraite, pré-toile, toile individuelle), après une période nécessaire de maturation. La précocité des comportements constructeurs dépend du moment d'isolement, des caractéristiques de l'espace et de la présence de proies.

Les interactions juvéniles-milieu sont plus nombreuses que celles prises en compte. En effet, ce milieu, à l'éclosion, est constitué par la soie du cocon qui enveloppe les jeunes, la soie de la retraite qui entoure le cocon, la présence d'un nouveau cocon pondu par la mère et par la présence de la mère dans la retraite. En particulier, la question se pose de savoir si la présence de la mère n'intervient pas sur le développement des jeunes.

2.4 - Etude du groupement des juvéniles deux

2.4.1 - Mise en évidence de l'interattraction

2.4.1.1 - Dispersion des araignées à l'éclosion

Trente *post-pulli* extraits d'un cocon sont dispersés dans une enceinte isotrope. Malgré leurs déplacements, ceux-ci ne se regroupent pas. Tous les individus ont mué pour la seconde fois quatre jours après l'éclosion (ema = 0,93 jour). Deux jours plus tard (ema = 0,93 jour), après des regroupements partiels, les juvéniles forment un groupement stable pendant plusieurs jours (6 jours; ema = 1,34 jour). Le plus souvent, les animaux sont réunis en contact étroit les uns avec les autres. La dispersion a lieu le onzième jour (figure 22).

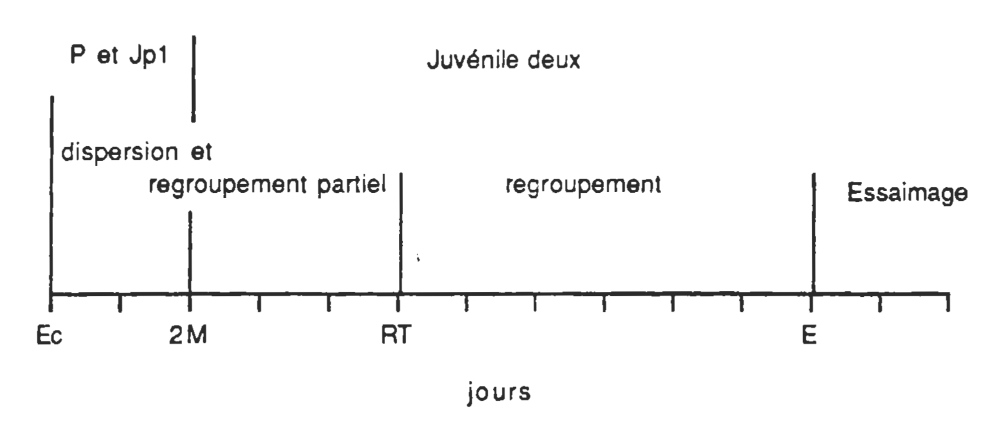


Figure 22 : Canevas temporel de la position de jeunes *A. suspicax* dispersés à l'éclosion

Ec : éclosion; 2M : mue entre le stade Jp1 et le stade J2; RT : regroupement total; E : essaimage; P : stade *pullus*; Jp1 : stade *post-pullus*.

La formation du groupement n'est pas régie par les lois du hasard. En effet, dans vingt-six expériences sur cinquante, tous les J2 se sont regroupés dans un secteur, et pour les cas restants la probabilité d'avoir les groupements observés de façon aléatoire est inférieure à 0,001 (figure 23).

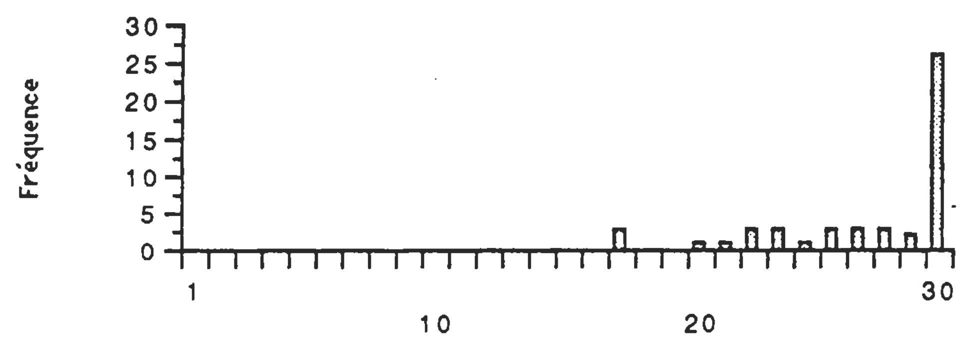
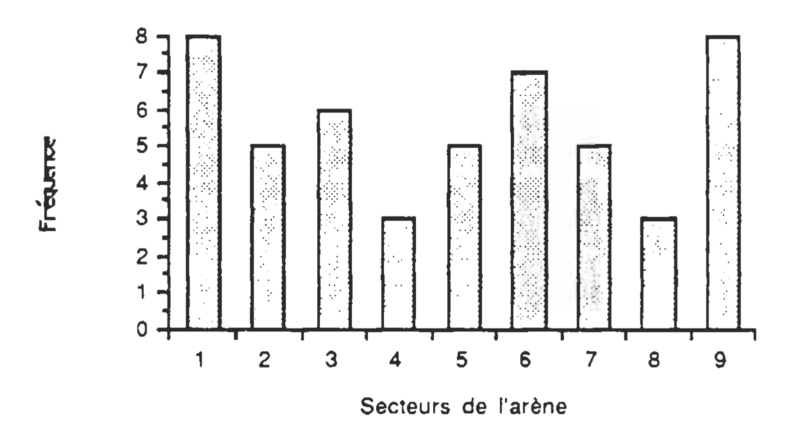


Figure 23 : Importance du regroupement de trente individus préalablement dispersés dans une arène isotrope chez *A . suspicax*

De plus, dans ces conditions isotropes, aucun secteur n'est occupé préférentiellement (figure 24). Le groupement des juvéniles n'est donc pas provoqué par un agent physique ou chimique extérieur aux animaux, ce n'est pas une foule (Grassé, 1981). Il s'agit d'un phénomène social.



Figue 24 : Position du groupe d'*A. suspicax* dans les secteurs d'une arène isotrope

2.4.1.2 - Dispersion de juvéniles deux groupés

Si l'on disperse des J2, préalablement regroupés depuis trois jours (septième jour après l'éclosion), dans une nouvelle arène, ils se rassemblent à nouveau, mais en un temps beaucoup plus court que pour les J2 séparés dès la deuxième mue (nombre d'expériences = 30; temps médian de regroupement = 186 minutes: écart médian absolu = 86 mn). Cette facilité de regroupement peut s'expliquer par une amélioration de la locomotion et/ou de l'utilisation des signaux émis par les congénères.

La dispersion des juvéniles, à l'approche du moment de l'essaimage, n'est que rarement suivie du regroupement complet des araignées. La rapidité du groupement des juvéniles deux varie avec leur âge.

2.4.1.3 - Rassemblement de *post-pulli* dans un secteur

Trente araignées extraites d'un cocon, dès l'éclosion, sont rassemblées dans un secteur d'une arène isotrope. L'expérience est répétée trente fois. Les *post-pulli* s'écartent les uns des autres, mais la majorité d'entre eux reste dans le secteur d'origine.

Parvenus au stade J2, ils se regroupent (tableau 37), soit dans le secteur d'origine (25/30) soit dans un des deux secteurs voisins. Ils y restent groupés jusqu'au moment de la dispersion comme dans les autres conditions.

Nombre maximum	30	29	28	25	23
Fréquence	25	2	1	1	1

Tableau 37 : Nombre de juvéniles deux d'*A. suspicax* groupés dans le même secteur

Donc lorsqu'un groupement est réalisé expérimentalement, en dehors de la soie du cocon, il se maintient au même endroit jusqu'à la dispersion. La présence de la majorité des animaux en un lieu oriente le regroupement.

2.4.1.4 - Conclusion

Dans un environnement isotrope, les juvéniles deux, dès qu'ils sont séparés, se rassemblent en un point quelconque d'une arène circulaire malgré l'absence de tout stimulus directionnel. Il y a interattraction.

Ce rassemblement persiste plusieurs jours avant de se désagréger.

La durée nécessaire au regroupement des animaux varie avec leur âge. Elle est longue (de l'ordre de la journée) pour les J2 venant de muer, elle devient plus courte (de l'ordre de l'heure) pour les J2 plus âgés.

Les caractéristiques de ce groupement des juvéniles sont les suivantes :

- Il se forme à la suite d'une attraction réciproque des individus et donc des faits de communication assurent son apparition comme son maintien.
- La communication est homogène et le répertoire de tous les individus est identique.
- Les individus le constituant sont tous semblables entre eux et il n'est, généralement, pas limitatif. Ce groupement des J2 et sa persistance temporaire au sein du cocon correspond au groupement social simple (Leroy, 1987).

2.4.2 - Influence du nombre total d'individus

A partir d'un cocon, six lots ont été constitués respectivement avec deux, cinq, dix, quinze, vingt, vingt-cinq et trente individus. Les animaux de chacun de ces lots on été dispersés dans une enceinte isotrope (BP). L'évolution des comportements est enregistrée jusqu'au moment de la mort d'au moins 50% des individus d'un lot. Au cours de cette expérience les animaux n'ont pas été pesés. Dix répétitions sont réalisées à partir de cocons différents.

Dans toutes les conditions, les individus d'un lot se regroupent au contact les uns des autres dans le même secteur , à quatre exceptions près. Pour celles-ci, la majorité des araignées est rassemblée dans un secteur (20/25; 15/20; 15/20; 6/10); la probabilité d'obtenir de telles répartitions est inférieure à 0,001. L'isotropie du milieu expérimental est confirmée par le fait que le groupement des araignées se réalise de façon aléatoire suivant les secteurs de l'arène. Aucune différence n'apparaît au niveau temporel (tableau 38).

Il ne semble pas y avoir de limite supérieure au nombre d'animaux pouvant se regrouper. En effet, lorsque les enveloppes soyeuses d'un cocon sont supprimées avant l'éclosion, tous les individus éclos se rassemblent en une seule masse, que ceux-ci soient quelques dizaines ou plusieurs centaines.

NID	2 M	E A	R	D	50% m	N 3M	3M
2	3,5 (0,8)	5,0 (1,0)	5,5 (1,1)	10,5 (2,0)		0	
5	4,5 (0,8)	6,0 (1,0)	6,0 (1,4)	13,0 (3,6)	23,0 (4,3)	0 (0,3)	13,0 (2,0)
10	4,5 (0,9)	6,0 (1,4)	6,0 (1,7)	12,5 (3,2)	21,5 (4,5)	0 (0,5)	11,5 (0,5)
15	4,0 (0,9)	5,0 (1,1)	5,5 (1,5)	11,0 (2,5)	21,0 (2,9)	0 (0,5)	11,0 (1,3)
20	4,0 (1,0)	5,0 (1,3)	5,0 (1,3)	11,0 (2,1)	24,0 (4,9)	0 (0,7)	10,5 (0,5)
25	4,0 (1,2)	5,0 (1,4)	5,0 (1,6)	10,5 (2,7)	25,0 (4,7)	0 (0,7)	10,5 (0,5)
30	5,0 (1,2)	6,0 (1,1)	6,5 (2,5)	13,0 (2,1)	25,0 (5,2)	0 (0,8)	14,0 (0,3)

Tableau 38 : Evolution temporelle du groupement de jeunes *A . suspicax* en fonction du nombre d'individus dispersés.

NID : Nombre d'individus dispersés; **2 M** : durée médiane (en jours) entre l'éclosion et la deuxième mue de tous les individus d'un groupe; **E A** : moment médian où apparaissent les fils aériens; **R** : moment médian du regroupement total dans une enceinte (en jours); **D** : moment médian de la dispersion (en jours); **50% m** : moment médian auquel 50% au moins des individus d'un groupe sont morts (en jours); **N3M** : nombre médian de troisième mues; **3M** : durée médiane (en jours) entre l'éclosion et la troisième mue. Entre parenthèses : écart médian absolu de chaque valeur.

Dans toutes les conditions, un petit nombre d'araignées (les plus grosses) muent pour la troisième fois (N 3M). Ces exuviations coïncident, le plus souvent, avec la dispersion (D) des groupes et des manifestations de cannibalisme entre congénères. Elles peuvent, cependant, se produire avant la dispersion lorsque les animaux sont encore groupés. Les juvéniles meurent au cours des dix jours qui suivent la dispersion.

Les fils de cheminement forment un feutrage lâche. Il est très serré au niveau du groupe de juvéniles et les recouvre. Les constructions soyeuses (telle que retraite ou toile "géométrique") sont absentes, à l'exception des enceintes contenant deux individus où la construction d'une retraite commune aux animaux jusqu'à la dispersion est fréquente (7/10). Cette retraite commune disparaît après l'essaimage. Par contre, la réalisation d'une toile individuelle ne s'observe dans aucune des conditions, même après le moment d'essaimage. Dans dix BP contenant deux juvéniles, l'introduction d'une drosophile, le cinquième jour après l'essaimage, se traduit, le lendemain, par la construction d'une toile "géométrique" dans quatre des arènes et de deux toiles dans quatre autres arènes. La présence d'une proie potentielle déclenche l'expression du comportement constructeur, ce qui ne s'observe jamais avant la dispersion des juvéniles, ni dans les arènes où la densité est supérieure à deux individus.

Nous pouvons conclure que le regroupement des araignées se réalise quel que soit le nombre d'individus dispersés, en absence de tout facteur attractif, autre que les araignées elles-mêmes. Il n'est pas limitatif et il persite plusieurs jours sans modification. Après la dispersion, la conjonction d'une densité faible d'individus et de la présence de proies déclenche le comportement constructeur de toile.

2.4.3 - Rythme d'activité

Les déplacements de cinq araignées dans une boîte de Petri sont enregistrés en continu, de l'éclosion à la dispersion, à 25°C avec un magnétoscope temporisé qui permet une lecture, accélérée 48 fois, de l'enregistrement. A partir de celui-ci, les durées moyennes de l'activité motrice des cinq araignées sont calculées par période de six heures, avec une précision de l'ordre de 48 secondes (en temps réel), dans deux situations :

1- Les araignées sont regroupées dans un fragment de soie du cocon.

2- Les araignées sont dispersées dans une boîte de Petri. Dans ce cas, toutes les douze heures, la distance moyenne séparant les différents individus est déterminée. La distance moyenne maximum séparant les cinq individus est de 70 mm. Ces valeurs

permettent de construire le profil de l'évolution de l'activité des juvéniles de l'éclosion à la dispersion (figures 25, 26 et 27).

2.4.3.1 - Araignées groupées dans la soie

Les araignées restent à l'intérieur de la soie jusqu'au moment de la dispersion de leurs congénères laissés dans le cocon. A l'abri de la soie, elles présentent une activité motrice. Celle-ci augmente à partir de la deuxième mue, puis reste stable avec une variation circadienne pendant toute la période de présence au sein de la soie. Elle augmente à nouveau au moment de la sortie des animaux hors de la soie. Les sorties de la soie s'échelonnent dans le temps, trois des animaux abandonnent la soie du cocon au cours de la même période de six heures, un autre douze heures plus tard et le dernier dix-huit heures après les premiers (figure 25).

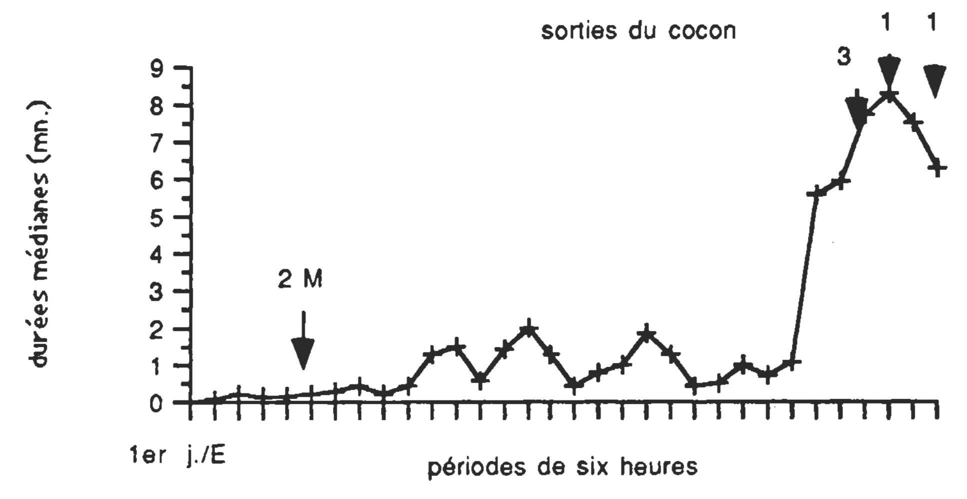


Figure 25 : Activité motrice de jeunes *Araneus suspicax* dans la soie
Cinq *pulli* sont placées dans un fragment de cocon le jour suivant leur éclosion. La durée médiane d'activité des cinq animaux est calculée pour chaque période de six heures. **2 M** : moment de la deuxième mue. Les sorties du cocon s'échelonnent dans le temps, trois d'entre eux sortent au cours de la même période de six heures, un autre douze heures plus tard et le dernier dix-huit heures après les premiers.

2.4.3.2 - Araignées dispersées à l'éclosion

Les araignées restent dispersées jusqu'à la deuxième mue, bien que des déplacements de faible ampleur soient observables (figures 26, 27 et 28 A). Ces déplacements ne sont pas synchronisés. Après l'exuviation, qui n'est pas simultanée pour tous les individus d'un lot, les J2 se déplacent activement en déposant un fil de cheminement. Les trajets deviennent alors extrêmement sinueux et recouvrent une large partie de l'arène (Figure 28 B). Quand deux individus entrent en contact, ils s'arrêtent, se touchent avec les P1, puis ils se croisent ou se passent l'un sur l'autre. Des groupements temporaires se créent. Progressivement, les activités des juvéniles se synchronisent. Le déplacement d'un juvénile entraîne, dans les secondes qui suivent, l'activité locomotrice des congénères. Les jeunes se rapprochent les uns des autres et lorsqu'ils entrent en contact, ils ne s'éloignent plus que faiblement les uns des autres. Le groupe se forme, en quelques jours, souvent au niveau de la paroi de l'arène et reste stable dans le même lieu, bien que l'on puisse observer des déplacements individuels hors du groupe (de faible ampleur; figures 26 et 28 C). Les araignées se tiennent sous la nappe des fils tissés, qui sont beaucoup plus abondants au niveau du groupe, reconstituant un abri. Après une

période de faible activité motrice, les jeunes se dispersent dans tous les secteurs. Les trajets suivent alors surtout la paroi de l'arène, mais on peut noter des parcours rectilignes au travers de l'arène (figure 28 D). Les animaux maintiendront alors la distance maximum entre eux jusqu'à leur mort d'inanition (figure 27). Leur abdomen est alors plissé. Ils ne peuvent que très rarement muer et atteindre le stade suivant. Aucune construction de retraite ni de toile individuelle n'est observée dans ces conditions.

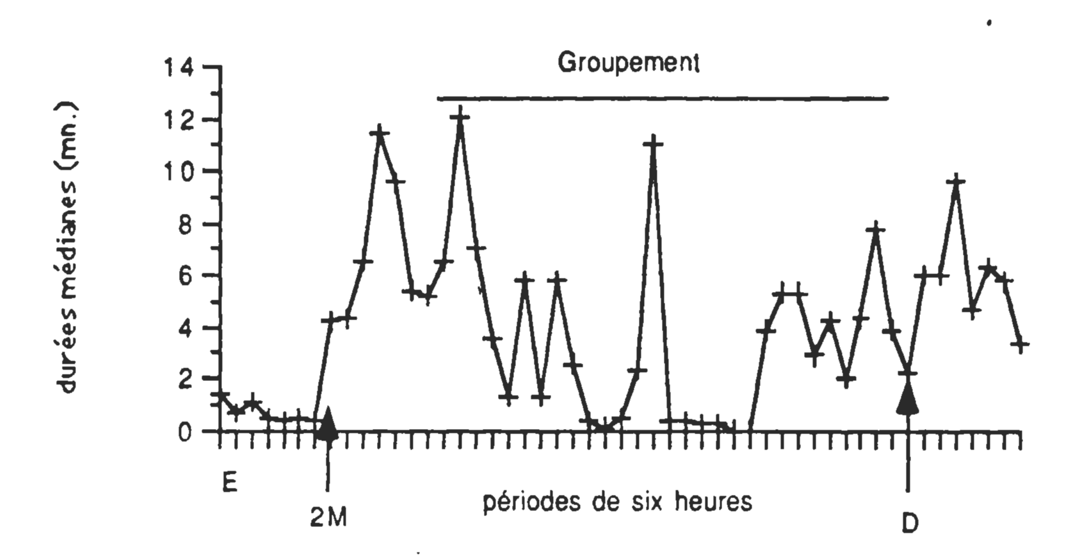


Figure 26 : Activité motrice de jeunes *Araneus suspicax*, de l'éclosion à la dispersion, en l'absence de soie
La durée médiane d'activité, en minutes, des cinq animaux est calculée pour chaque période de six heures. **E** : Moment de l'éclosion; **2M** : Moment de la deuxième mue; **D** : moment de la dispersion des jeunes.

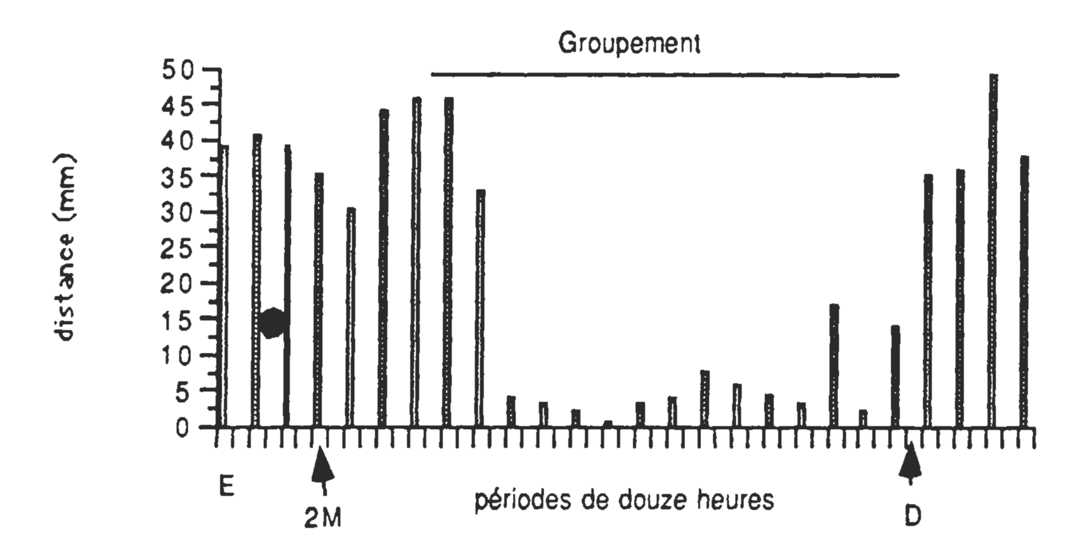


Figure 27 : Espacement des jeunes *Araneus suspicax* dans une enceinte circulaire de l'éclosion à la dispersion
La distance médiane maximum pouvant séparer les cinq individus est de 70 mm. La distance médiane séparant les cinq araignées est calculée toutes les douze heures. **E** : éclosion; **2M** : deuxième mue; **D** : dispersion.

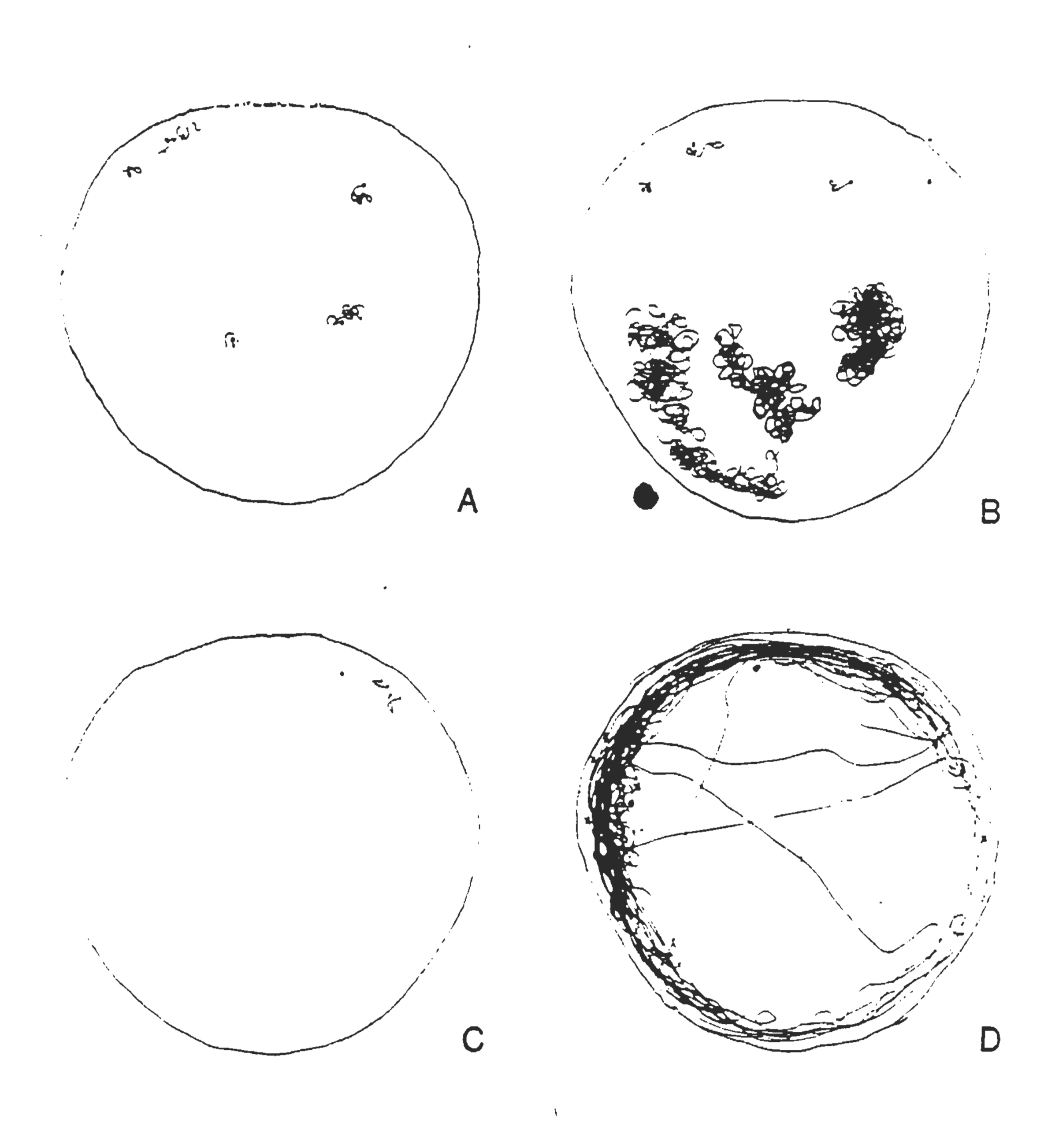


Figure 28 : Exemples de trajets de jeunes *A. suspicax* dans une arène circulaire.

Sur la même figure sont tracés les parcours réalisés par cinq araignées pendant une période de six heures.

A. Les araignées sont des *post-pullus* (Jp 1). Leurs déplacements sont peu fréquents et de faible ampleur.

B. Deux des cinq araignées viennent de muer et sont devenues des juvéniles 2. Celles-ci, dès qu'elles se sont dégagées de leur exuvie, se déplacent abondamment selon des trajets sinueux.

C. Toutes les araignées sont des juvéniles 2. Elles sont groupées dans un secteur de l'arène. Elles se déplacent peu et reviennent de toute façon vers le groupe.

D. Le processus de dispersion est engagé. Le groupe devient instable et le déplacement d'un individu déclenche celui des autres individus. Les parcours se font à la périphérie de l'arène (effet de bord), avec des traversées rectilignes.

En conclusion, l'activité motrice des juvéniles deux dispersés dans une arène, immédiatement après la mue, est fortement augmentée par rapport à celle de leurs congénères groupés. Le contact des juvéniles avec la soie du cocon et/ou avec les congénères inhibe l'activité locomotrice (thigmo-clinocinèse : Fraenkel et Gunn, 1961; réponses motrices simples : Clément et Luciani, 1984). En début d'expérience, les juvéniles privés de contacts sont très actifs, des rencontres au hasard peuvent se produire. Mais, cette activité entraîne la constitution d'un réseau soyeux (dépôt de fils de cheminement) qui recrée l'environnement indispensable aux araignées. Ce réseau joue alors le rôle d'élément de communication (Krafft, 1970). En effet, les déplacements des juvéniles produisent au moins deux indices (manifestation de la présence d'un individu) : des vibrations produites par le déplacement des animaux eux-mêmes, la production et le dépôt d'un fil de cheminement (l'entrelac de ces fils pouvant faciliter la transmission des vibrations). Ces deux indices peuvent guider les animaux et rendre possible leur groupement qui, par les contacts entre individus, inhibe les déplacements ultérieurs. La synchronisation progressive des déplacements des juvéniles semble le confirmer. D'autres indices, en particulier chimiques, pourraient intervenir.

A partir d'une réponse motrice simple, va s'édifier un système d'orientation des juvéniles mettant en jeu un processus dialectique entre l'individu actif et son univers (Campan et Lambin, 1984).

2.4.3.3 - Analyse des trajets

Les déplacements d'un juvénile constituent des pistes car ils s'accompagnent du dépôt d'un fil de soie collé au support de place en place. Ces pistes sont difficilement objectivables du fait de la nature de la soie, en particulier de son très faible diamètre. Ces traces ne contiennent que la dimension spatiale du déplacement, la dimension temporelle étant perdue.

La mise au point d'un dispositif de trajectométrie automatique (Coulon et col., 1983; Clément et col., 1985), dans le cadre de la RCP 657 : "*les réponses motrices à des stimulations lumineuses élémentaires*", nous a permis de conserver en mémoire des déplacements de jeunes araignées avec leurs caractéristiques spatiales (en numérisant les déplacements par rapport à des axes de références bi-dimensionnelles) et temporelles (en effectuant cette numérisation à des intervalles de temps précis et constants). L'animal filmé est assimilé à un point. Le trajectomètre recueille vingt-cinq coordonnées x-y par seconde dans un champ discrétisé en 512 x 512 cases. Les coordonnées brutes enregistrées donnent au trajet un aspect anguleux, artéfact lié à la discrétisation de l'espace, qui modifie le calcul des indices le caractérisant. Le trajet est alors lissé, chaque point représente la moyenne mobile de cinq coordonnées brutes. Certaines de ces coordonnées brutes successives peuvent être identiques traduisant soit un bref arrêt de l'animal, soit un cheminement prolongé dans la même case de discrétisation (arrêt fictif). Donc, plus un animal se déplace lentement dans le champ observé, plus les arrêts fictifs seront nombreux. Pour éliminer ces "faux arrêts", un pas d'échantillonnage est choisi (conservation d'un point sur deux, trois,...) de façon à faire correspondre l'information numérisée et l'information visuelle (Clément et col., 1987).

Les contraintes actuelles du système de trajectométrie sont :
- recueil d'un maximum de 5000 points (soit 200 secondes),
- arrêt du suivi automatique dès que l'animal rencontre un obstacle (ou un autre animal),
- ne permet que l'analyse de trajet en deux dimensions (2 D).

Dans nos conditions expérimentales, nous avons enregistré des individus isolés dans une boîte de Petri de 9,5 cm de diamètre avec un éclairement artificiel isotrope, avec un pas d'échantillonnage de trois. Les résultats (tableau 39) restent anecdotiques, pour l'instant. Ils ne portent que sur un petit nombre d'individus, les trajets enregistrés sont courts suite à l'effet de bord (déplacements le long de la paroi) qui est plus marqué pour les individus isolés que pour les individus groupés. Les déplacements ne sont bidimensionnels (fond de la boite; 2 D) que les trois ou quatre jours suivant la deuxième

mue, ils deviennent ensuite tridimensionnels (3 D), rendant leur suivi difficile.

	NP	Vl	Va	S
1er jour	883 (16)	4,2 (2,5)	304 (1,0)	1,4
2ème jour	1538 (28)	5,2 (3,2)	389 (1,2)	1,51
3ème jour	2999 (49)	5,7 (3,3)	225 (0,75)	0,9

Tableau 39 : Caractéristiques des trajets de jeunes deux d'*Araneus suspicax*, les trois premiers jours suivant la mue.
N P : nombre total de points après échantillonnage et nombre d'arrêts; **V l** : vitesse linéaire en millimètres par seconde et écart-type entre parenthèses; **Va** : vitesse angulaire en degrés par seconde et écart-type entre parenthèses; **S** : indice de sinuosité, rapport entre l'écart-type de la vitesse angulaire et le pas moyen.

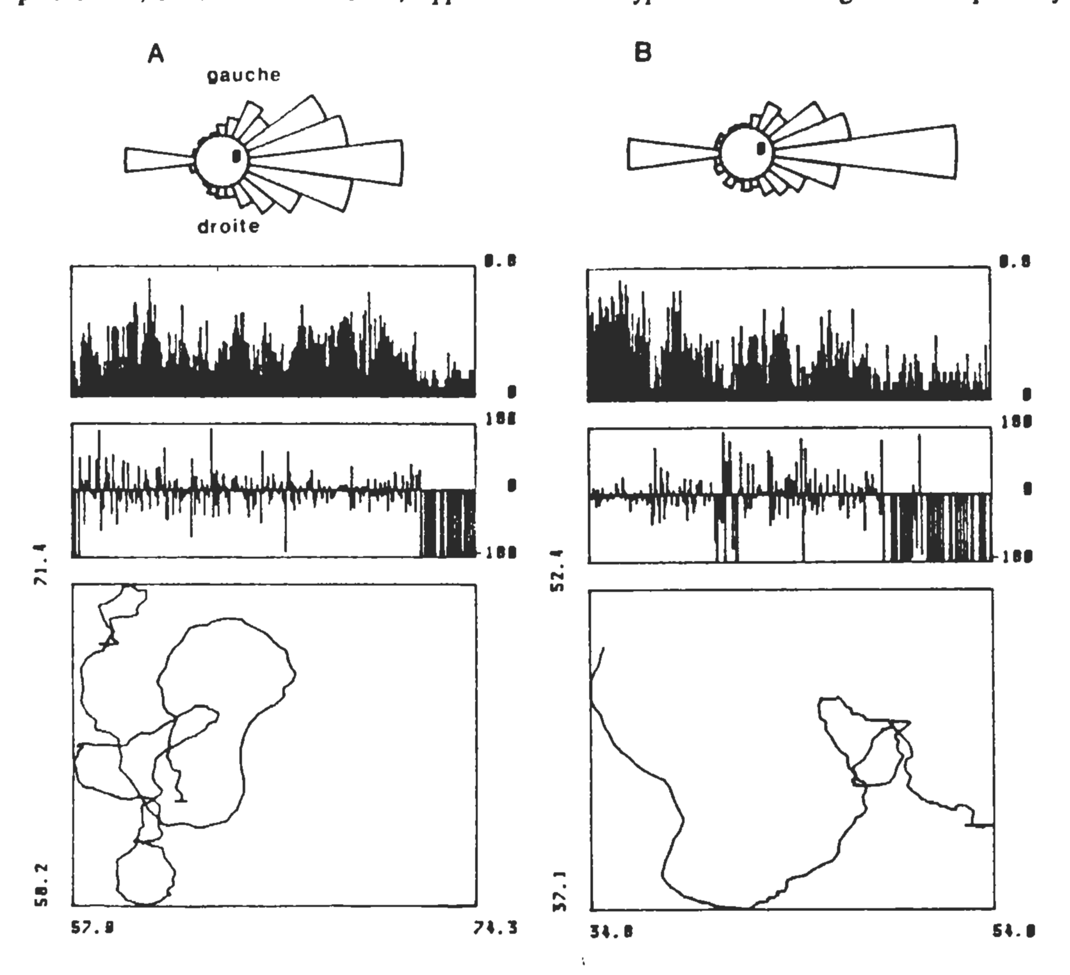


Figure 29 : Trajets de juvéniles deux d'*Araneus suspicax* recueillis par trajectométrie automatique
A : trajet (après lissage et échantillonnage) enregistré le jour de l'exuviation d'un juvénile 2. **B** : trajet d'un juvénile 2, trois jours après la deuxième mue. De haut en bas : histogramme des angles, distance entre deux points successifs d'échantillonnage, angles lors des changements de directions, représentation du trajet (D : point de départ).

Nous pouvons ainsi caractériser les déplacements d'un individu en fonction de l'âge, en absence de toute source de stimulation. La figure 29 présente des exemples de trajets (après lissage et échantillonnage).

La vitesse linéaire (distance parcourue par seconde) augmente du premier au troisième jour alors que la vitesse angulaire (somme des angles formés par deux pas successifs d'un trajet, par unité de temps) et la sinuosité sont importantes les deux

premiers jours et diminuent le troisième. Ceci confirme nos observations visuelles, les jeunes deux réalisent des déplacements sinueux, immédiatement après la mue, qui tendent, dès le troisième jour à devenir rectiligne. Ces trajets particuliers peuvent s'expliquer par une coordination insuffisante mais aussi par un balayage de l'espace de façon aléatoire du milieu permettant la localisation de repères environnementaux et une réponse motrice orientée.

La plus grande rapidité de regroupement des J2 âgés peut s'expliquer par l'amélioration de la locomotion et/ou une meilleure perception des signes émis par les congénères. La comparaison des trajets réalisés dans différentes situations devrait nous permettre, avec l'aide de la trajectométrie, de préciser ces questions.

2.4.4 - Influence de la température

Nous rappelons que, d'une part, la durée des stades augmente lorsque la température décroît, d'autre part, une exposition des premiers stades à une température basse (5°C) diminue la viabilité des individus de ces stades (Figure 3). Nous pouvons donc distinguer deux types d'effet de la température.

2.4.4.1 - Effet immédiat

Vingt individus sont retirés à l'éclosion de cocons. Ils sont dispersés, par groupe de dix, dans deux boîtes de Petri. Chacune d'elle est mise en observation, soit dans une enceinte à 20°C et 60% HR, soit à 25°C et 40% HR. L'expérience est répétée trente fois à partir de cocons différents.

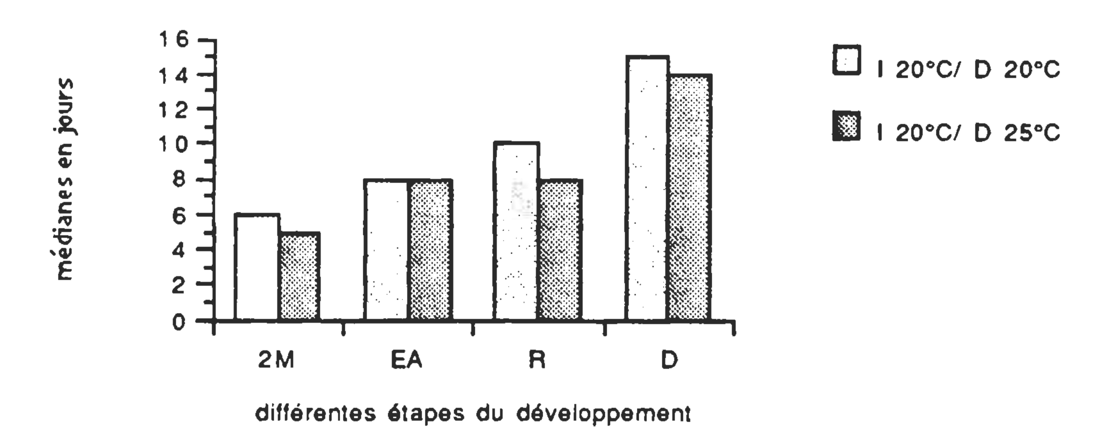


Figure 30 : Durées des différentes étapes du développement de juvéniles d'*A. suspicax*, de même origine, à 20°C et à 25°C.
2M : durée médiane séparant l'éclosion du stade J2; **EA** : durée médiane entre l'éclosion et la construction des fils aériens; **R** : durée médiane entre l'éclosion et le regroupement maximum; **D** : durée médiane entre l'éclosion et la dispersion des J2. **I 20°C/20°C** : développement des oeufs et des jeunes à 20°C. **I 20°C/D25°C** : incubation des oeufs à 20°C et développement des jeunes à 25°C.

Les durées médianes des principales étapes du développement (deuxième mue, construction des fils aériens, regroupement maximum, dispersion) des araignées à ces deux températures sont présentées figure 30. Toutes les étapes du développement sont significativement plus courtes à 25°C (Wilcoxon; 2M : $n = 25$, $T = 0$, $p < 0{,}001$; EA : $n = 28$, $T = 0$, $p < 0{,}001$; R : $n = 28$, $T = 6$, $p < 0{,}001$; D : $n = 30$, $T = 0$, $p < 0{,}001$). La durée du groupement varie en raison inverse de la température.

Les araignées se regroupent moins bien à 25°C qu'à 20°C (Tableau 40). Il y a significativement moins de groupes de dix individus à 25°C qu'à 20°C (Chi carré entre la fréquence cumulée des groupes constitués de six, sept, huit et neuf individus et la fréquence des groupes de dix : df = 1; chi carré = 3,2; p < 0,05).

groupes	6	7	8	9	10
20°C/20°C			2	2	26
20°C/25°C	2	1	2	6	19

Tableau 40 : Fréquence d'*A. suspicax* groupés dans le même secteur d'une arène
20°/20°C : individus provenant de cocons élevés à 20°C et mis en observation, après l'éclosion, à 20°C.
20°/25°C : individus provenant de cocons 20°C et mis à 25°C.

La perte de poids, en valeur absolue, de l'éclosion à l'essaimage augmente de façon significative avec la température. Elle est de 1,3 mg pour dix individus à 20°C et de 1,6 mg pour dix individus à 25°C (Wilcoxon : n = 27; T = 51; p < 0,001). Mais, le pourcentage médian de perte de poids journalière par rapport au poids d'origine [((ΔP/P)/J)x100 où ΔP = différence entre le poids à l'éclosion et le poids au moment de l'essaimage; P = poids à l'éclosion; J = nombre de jours entre l'éclosion et l'essaimage] s'accroît d'un facteur 1,8 : de 1,5% à 20°C à 2,67% à 25°C. Cette perte de poids ne peut pas être assimilée uniquement aux pertes d'eau et aux mécanismes, éventuels, de thermorégulation. En effet, bien qu'il n'y ait pas d'excrétion au cours de cette période, les animaux muent, présentent une activité locomotrice périodique et surtout se développent différentiellement en fonction de la température. Cette perte de poids est donc la résultante des dépenses métaboliques, s'accroissant avec la température et de la perte d'eau par transpiration, l'humidité relative variant avec la température.

2.4.4.2 - Effet retardé

Les conditions de température lors du développement des oeufs ont-elles une influence sur le développement des stades ultérieurs et en particulier sur le groupement des araignées ?

Des cocons sont placés, soit à 20°C, soit à 25°C, conditions dans lesquelles se déroule le développement embryonnaire. De chacun de ces deux types de cocons, vingt araignées sont prélevées lors de l'éclosion. Dix d'entre elles sont dispersées dans une boîte de Petri mise dans les mêmes conditions de température que celles de leur développement embryonnaire et les dix autres sont exposées à l'autre condition de température. Trente deux répétitions sont réalisées.

Nous retrouvons une diminution des durées des étapes du développement lorsque la température augmente (20°/20°C comparés à 20°/25°C: voir les résultats au test de Wilcoxon au paragraphe précédent; 25°/20°C comparés à 25°/25°C test Wilcoxon; 2M : n = 32, T = 0, p < 0,001; EA : n = 30, T = 0, p < 0,001; R : n = 31, T = 0, p < 0,001; D : n = 32, T = 0, p < 0,001). Cependant, nous constatons que les durées de ces étapes sont significativement inférieures lorsque les individus proviennent de cocons élevés à 25°C quelle que soit la condition d'observation (20°/20°C à 25°/20°C et 20°/25°C à 25°/25°C; figure 31).

Le regroupement total des individus d'une arène est la règle dans toutes les conditions, à l'exception des juvéniles placés à 25°C après un développement embryonnaire à 20°C. Dans cette dernière condition, bien que les groupes de dix soient majoritaires, ils sont moins nombreux que dans les autres conditions.

La perte de poids, en valeur absolue, de l'éclosion à l'essaimage est supérieure à 25°C à celle observée à 20°C (pour les conditions 25°/20°C et 25°/25°C, cette perte est respectivement de 1,2 mg pour dix individus et 1,6 mg pour dix individus; Wilcoxon : n = 28; T = 97,5; p < 0,001). Cette perte de poids a tendance à être supérieure pour les juvéniles observés à une température différente de celle de leurs cocons d'origine (Mann

Whitney; 20°/20°C et 25°/20°C m1 = 1,3 mg/10 individus; m2 = 1,4 mg/10 individus; n1 = 30; n2 = 32; U = 409; p = 0,15; ns - 20°/25°C et 25°/25°C m1 = 1,6 mg/10 individus; m2 = 1,5 mg/10 individus; n1 = 30; n2 = 32; U = 392; p = 0,105; ns).

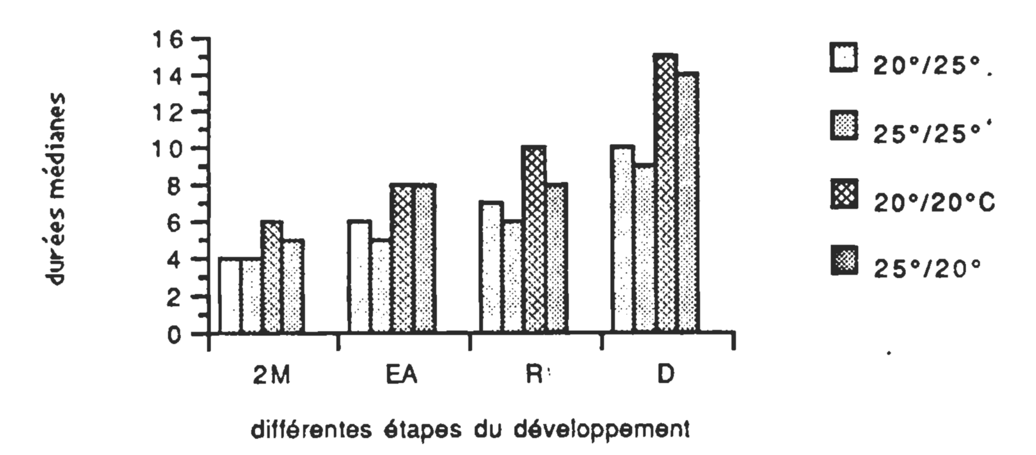


Figure 31 : Durées des différentes étapes du développement de juvéniles d'origines différentes à 20°C at 25°C.
2M : durée médiane, en jours, séparant l'éclosion du passage au stade J2; **EA** : durée médiane entre l'éclosion et la construction des fils aériens; **R** : durée médiane entre l'éclosion et le regroupement maximum; **D** : durée médiane entre l'éclosion et la dispersion des J2. **20°/25°C** : incubation des oeufs à 20°C et développement des juvéniles à 25°C; **25°/25°C** : oeufs à 25°C et juvéniles à 25°C; **20°/20°C** : oeufs à 20°C et juvéniles à 20°C; **25°/20°C** : oeufs à 25°C et juvéniles à 20°C.

		2M	EA	R	D
A	U	347	312	337	315,5
	p	< 0,05	< 0,001	< 0,05	< 0,001
B	U	406	366	244	322
	p	> 0,05 ns	> 0,05 ns	< 0,001	< 0,001

Tableau 41 : Comparaison des étapes du développement (test de Mann Whitney) à 25°C et 20°C en fonction de l'origine des cocons.
A : juvéniles observés à 25°C provenant de cocons élevés, soit à 20°C, soit à 25°C. **B** : juvéniles observés à 20°C provenant de cocons élevés, soit à 20°C, soit à 25°C. **2M**, **EA**, **R** et **D** : mêmes légendes que la figure 31.

La durée des différentes étapes du développement diminue lorsque la température augmente. La température à laquelle se sont développés les oeufs influe sur la rapidité du développement des stades ultérieurs. Ainsi, les juvéniles provenant d'oeufs élevés à 25°C se développent plus rapidement que ceux provenant d'oeufs élevés à 20°C et ce quelle que soit la température d'exposition de ces juvéniles.

2.4.5 - Influence de la soie du cocon

Des lots de dix et de trente *post-pulli* originaires du même cocon sont :
- soit regroupés dans une boîte de Petri isotrope,
- soit regroupés dans de la soie provenant de leur cocon, dans les mêmes conditions de température.

Les juvéniles regroupés en dehors de la soie, restent groupés dans le même secteur,

mais ils tissent une nappe de fils qui les recouvre. Les individus placés dans la soie n'en sortent pas avant l'essaimage. Ce moment de dispersion ne diffère pas, que les animaux se trouvent dans la soie du cocon ou dans une boîte de Petri isotrope (Wilcoxon; lots de dix individus : $n = 7$; $T = 4$; $p > 0{,}05$; lots de trente : $n = 7$; $T = 4$; $p > 0{,}05$). En revanche, le pourcentage de perte de poids journalier est significativement inférieur pour les animaux regroupés dans la soie (Wilcoxon; lots de dix individus : $n = 9$; $T = 6$; $p = 0{,}025$; lots de trente : $n = 11$; $T = 1$; $p < 0{,}005$). Les animaux étant placés dans les mêmes conditions de température et leurs déplacements comparables, les différences de poids observées entre les deux conditions (présence ou absence de soie du cocon) sont imputables à des différences de pertes d'eau. Dans nos conditions expérimentales, la soie du cocon a été dilacérée, en partie, pour en extraire les juvéniles et assure donc une moindre protection. Dans les conditions naturelles, la réalisation d'un micro-climat stable à l'intérieur du cocon est facilitée, d'une part par la continuité de la soie du cocon et d'autre part par la présence d'une enveloppe blanchâtre, tissée de façon trés serrée, qui enveloppe le cocon. De plus, cet ensemble se trouve placé au fond de la retraite de la femelle où elle se tient en permanence. Le groupement et le tissage d'un réseau soyeux recouvrant le groupe des juvéniles, placés en absence de soie du cocon, pourraient être considérée comme des réponses comportementales pour limiter les pertes d'eau. Une telle réduction de l'évaporation par la présence d'une toile en nappe, créant une chambre fermée, contenant la femelle et ses cocons, a été démontrée chez une *Linyphiidae* (*Tapinopa longidens*) par Toft (1980). La soie du cocon limite les pertes d'eau des juvéniles en limitant les échanges d'air et en réduisant l'effet des courants d'air.

2.4.6 - Facteurs attractifs

Le groupement social simple peut parfois résulter d'un rassemblement de type "foule", comme chez *Musca domestica* (dans Leroy, 1987) chez qui, il y a addition de l'odeur de la nourriture et d'un signal de communication chimique, la "substance de vol". Mais plus généralement, les animaux sont attirés par des facteurs physiques ou chimiques créant une polarisation de l'espace. Cette attraction, sans communication, peut s'ajouter à l'interattraction et orienter le groupement des animaux en un lieu donné.

2.4.6.1 - Effet de la lumière

De nombreux auteurs ont noté que les jeunes araignées présentaient une phototaxie positive au moment de l'essaimage. Par contre, chez une araignée solitaire (*Agelena labyrinthica*; Krafft, 1970), ainsi que chez une araignée sociale (*Agelena consociata*; Darchen, 1965; Krafft, 1970), le groupement des jeunes est facilité par un éclairement faible.

Dix *post-pulli* sont dispersés dans une boîte de Petri. Chacune est placée dans un régime d'éclairement différent :

- A : obscurité complète.
- B : éclairement isotrope et continu, 4000 lux ou 1290 µW/cm2 (source lumineuse au dessus des boîtes).
- C : éclairement isotrope et périodique (12 heures lumière, 12 heures obscurité), 4000 lux ou 1290 µW/cm2.
- D : éclairement isotrope et continu, 400 lux ou 130 µW/cm2.
- E : gradient lumineux. L'éclairement de 400 lux diminue de 30% d'un bord de la boîte de Petri à l'autre (source lumineuse latérale par rapport aux boîtes).
- F : gradient lumineux assuré par la lumière du jour (proximité d'une fenêtre).

Les juvéniles de trente cocons différents sont utilisés dans chacune des six conditions.

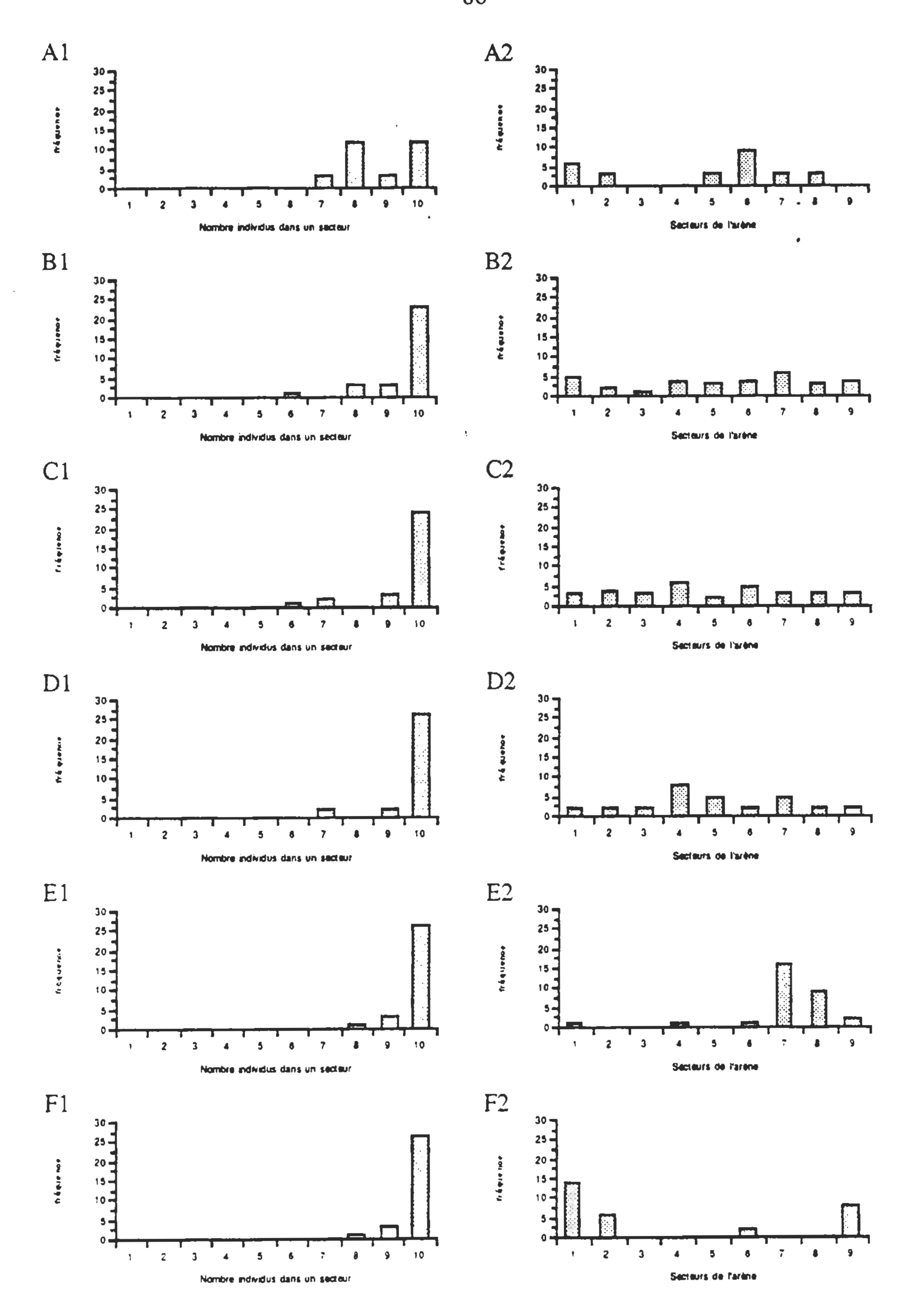


Figure 32 : Variations du groupement des juvéniles avec l'éclairement chez *A. suspicax*

A 1 à F 1 : importance du groupement; **A 2 à F 2** : secteur où se réalise le groupement. Eclairement : **A**, obscurité; **B**, isotrope et continu, 4000 lux; **C**, isotrope et périodique, 4000 lux; **D**, isotrope et continu, 400 lux; **E**, gradient lumineux, 400 lux; **F**, gradient lumineux, lumière du jour. Effectif, n = 30.

Pour l'ensemble des conditions, il n'existe pas de différence au niveau de l'évolution temporelle : fin de la deuxième mue, pour tous les individus, le 4ème jour (ema = 0,57); construction des fils aériens, le 6ème jour (ema = 0,93); dispersion, le 9ème jour (ema = 1,05).

Le nombre minimum d'individus regroupés dans le même secteur est de six (figures 32-A1 à 32-F1). Or la probabilité d'avoir six araignées ou plus dans le même secteur est inférieure à 0,001 (test binomial). Il y a donc agrégation dans toutes les conditions. Cependant, significativement moins de groupes de dix individus se sont constitués en obscurité complète que dans les autres conditions (chi carré entre la fréquence cumulée des groupes de six, sept, huit et neuf araignées et la fréquence des groupes de dix; $0,05 < p < 0,001$).

La préférence pour un secteur donné est déterminée par le test binomial à partir de la fréquence des groupements dans ce secteur. Cette préférence est significative au seuil 0,001 lorsque le rassemblement se produit onze fois, au moins, sur trente expériences dans le même secteur. Il n'y a pas de secteur préférentiellement occupé lorsque l'éclairement est isotrope (Figures 32-A2 à 32-D2). Par contre, l'éclairement anisotrope oriente les animaux vers les secteurs les plus illuminés (secteurs 6,7 et 8 en E; 1 et 9 en F; Figures 32-E2 et 32-F2).

La perte de poids n'a été mesurée que dans les conditions B, C, D et E. Le pourcentage de perte journalière de poids par rapport au poids d'origine ne varie pas d'une condition à l'autre (B : médiane = 2,7%; ema = 0,56 - C : m = 2,7%; ema = 0,29 - D : m = 2,61%; ema = 0,47 - E : m = 2,61%; ema = O,33).

En conclusion, les intensités lumineuses testées n'ont pas d'effet sur le groupement des juvéniles; celui-ci n'est affecté ni par l'obscurité, ni par un éclairement continu ou périodique. Mais, en présence d'un gradient lumineux, les araignées se regroupent dans les zones les plus fortement éclairées. Dans cette condition, les juvéniles deux, qui viennent d'être dispersés, peuvent présenter, dans un permier temps, soit une réaction phototaxique (le trajet est directement orienté), soit une photo-clinocinèse (trajet non orienté; Fraenkel et Gunn, 1961). Cette réaction est ensuite renforcée par l'utilisation des indices. Pour les taxies, les récepteurs requis, sont plus complexes que ceux nécessaires à la clinocinèse. Ils doivent discriminer la direction de la stimulation, alors que dans le cas de la clinocinèse, ils leur suffit de distinguer les intensités. Mais, cette distinction entre taxies et cinèses a été contestée (Stasko et Sullivan, 1971). Une continuité entre les deux a été suggérée (Kennedy, 1978; Bovet, 1984). L'analyse trajectométrique, dans des conditions d'éclairement adéquate, des déplacements des juvéniles deux pourrait nous permettre de reconsidérer cette question des comportements taxiques. Cette réaction de groupement peut, de plus, permettre d'étudier en détail les capacités visuelles des juvéniles deux (réponses à différentes intensités et différentes longueur d'onde).

2.4.6.2 - Effet de l'humidité

La résistance des araignées à des conditions de sécheresse est très variable. Elle est souvent mise en relation avec l'habitat des ces animaux (Lowrie, 1948; Clousdley-Thomson, 1957; Almquist, 1971; Canard, 1984). Différents mécanismes physiologiques (Davies & Edney, 1952) ou diverses adaptations morphologiques (importance du revêtement en soies des araignées, par exemple; Canard, 1984) et comportementales peuvent limiter les pertes d'eau (en particulier, absorption d'eau libre: Bonnet, 1930 et extraction de l'eau capillaire du sol; Parry, 1954). Cette résistance diffère suivant les stades de développement (Almquist, 1971).

Pour tester l'effet de l'humidité sur le développement des premiers stades, les jeunes araignées sont placées dans deux types d'arènes : une arène isotrope pour l'humidité et une arène contenant une coupelle remplie de coton saturé d'eau créant un gradient d'humidité. Cette coupelle occupe la base d'un secteur, variable d'une expérience à l'autre. L'humidité relative dépendant de la température, les araignées sont testées à deux

température différentes (20°C et 25°C).

A partir d'un cocon, quatre lots de dix individus sont réalisés. Ils sont dispersés dans des boîtes de Petri dans les conditions suivantes:
- G : arène isotrope pour l'humidité, température 20°C et humidité relative 60%.
- H : arène avec coupelle humidifiante, température 20°C.
- I : arène isotrope. température 25°C et 40% d'humidité relative.
- J : arène avec coupelle, température 25°C.

Dans chaque condition, douze expériences sont réalisées avec des araignées provenant de douze cocons différents. Tous les cocons utilisés se sont développés à 20°C.

Nous retrouvons les effets d'une augmentation de la température observés précédemment : diminution de la durée du développement, constitution d'un moins grand nombre de groupes de dix individus (bien qu'ils soient majoritaires), augmentation du pourcentage de perte journalière de poids.

Le regroupement des juvéniles, en condition humide (H et J), se fait au-dessus de la coupelle humidifiante (11 lots/12 en H et 9/12 en J). Mais, les araignées ne sont pas en contact étroit comme dans les conditions sèches.

A une température donnée, le canevas temporel du développement des juvéniles n'est pas modifié, que l'ambiance des arènes soit sèche ou humide. Par contre, l'évolution pondérale est caractérisée par une réduction importante du pourcentage de perte journalière de poids des animaux placés en condition humide (G : m = 2,23; ema = 0,32 - H : m = 0,55; ema = 0,48 - I : m = 3,07; ema = 0,27 - J : m = 0,64; ema = 0,51). Les abdomens des araignées H et J sont distendus alors que ceux des araignées G et I sont plissés. En condition humide (H et J), au sein d'un groupe, des différences individuelles importantes sont mises en évidence, différences qui n'existent pas en condition sèche. Des pesées individuelles, au moment de la dispersion, montrent que certains individus, en présence d'eau, présentent non pas une perte de poids mais un gain de poids avant toute manifestation de cannibalisme (médiane des poids en arène sèche = 0,4 mg; ema = 0,08 - en arène humide : m = 0,6 mg; ema = 0,11).

Dans la condition J et dans cette condition seulement, trois autres phénomènes se manifestent :
- un cannibalisme entre congénères qui apparaît au 14ème jour après l'éclosion (moment médian des 7 lots sur 12 où s'exprime ce comportement) et qui se fait au profit des individus les plus gros au moment de la dispersion.
- la présence d'excrétats sur le sol, dans 4 lots sur 12. Ces excrétats ne sont visibles qu'après les manifestations de cannibalisme.
- la construction d'une toile géométrique, après la dispersion, dans un seul lot.
- le passage au stade J3 après exuviation pour une araignée.

A 20°C et atmosphère sèche (G), une mortalité supérieure à 50% s'observe le 19ème jour suivant l'éclosion alors qu'une telle mortalité ne se présente qu'à partir du 27ème jour en atmosphère humide (J). A 25°C et atmosphère sèche (I), les araignées meurent en grand nombre à partir du 13ème jour après l'éclosion. Dans les deux conditions avec une humidité faible, l'abdomen des animaux morts est ratatiné: ces animaux sont victimes de déshydratation. Au contraire, dans les conditions plus humides, l'abdomen des animaux morts est distendu; ils sont morts à la suite de la déplétion de leur réserves nutritives.

Une atmosphère sèche entraîne une diminution de la survie des araignées liée à leur déshydratation rapide. Les juvéniles, du genre *Misumenops* (*Thomisae*), survivent plus longtemps s'ils disposent d'eau (Schick, 1972). Les mécanismes physiologiques limitant les pertes d'eau à cet âge ne sont pas connus mais nous pouvons penser que les adaptations morphologiques existant chez les adultes (comme, par exemple, une couverture importante de soies tégumentaires; Canard, 1984) ne sont pas fonctionnelles. En effet, les soies tégumentaires sont absentes chez les Jp1 et leur nombre est encore limité chez les J2. Seules les protections mise en place par la mère (soie du cocon) et des mécanismes comportementaux peuvent intervenir. Le rassemblement de divers animaux ne se produit qu'au-dessus d'un degré hygrométrique donné. Or, les contacts entre les jeunes

araignées d'*Araneus suspicax* sont moins étroits en atmosphère humide qu'en atmosphère sèche. Il en va de même chez *Argiope trifasciata* (Tolbert, 1977) et chez *Araneus diadematus* (Burch, 1979), chez qui les distances séparant les juvéniles deux diminuent avec l'humidité. Une humidité faible et l'absence d'eau empêchent les araignées d'assumer leurs potentialités d'autonomie trophique en inhibant l'expression des comportements l'assurant : prédation (cannibalisme) et construction de toile individuelle. Au contraire, une humidité élevée et la présence d'eau facilite la survie des jeunes araignées d'une part, en limitant leurs pertes d'eau par évaporation et d'autre part, en rendant possible l'absorption d'eau. Les animaux augmentent leurs réserves hydriques et peuvent alors utiliser leurs réserves vitellines pour mobiliser l'énergie nécessaire à la réalisation des comportements assurant la poursuite du développement. Ils peuvent ainsi muer sans prise de nourriture. Bonnet (1930) a montré chez *Nephila* et *Araneus diadematus* que la prise de nourriture n'était pas toujours indispensable pour que les J2 puissent muer.

<u>En résumé, les jeunes araignées peçoivent la présence d'eau et en absorbent. Cette absorption entraîne une prise de poids des araignées et facilite leur survie. Elle suggère la possibilité d'élever des araignées à partir de substances liquides. Mais, elle ne modifie pas la durée du groupement.</u>

2.4.6.3 - Influence de la soie

La tendance à rechercher un contact étroit avec des éléments de l'environnement (Thigmotaxie), très fréquente dans le règne animal, se manifeste aussi chez les jeunes araignées qui se groupent dans un abri (Darchen, 1965; Krafft, 1970). La soie, qui est un élément constant de l'environnement des araignées, particulièrement des jeunes, a un pouvoir attractif sur le regroupement d'araignées sociales (Krafft, 1979) ou sub-sociales (Blanke, 1972), ainsi qu'un effet limitant sur leur activité locomotrice. La soie peut être le support de signaux chimiques attractifs (revue par Tietjen et Rovner, 1982) et donner une indication tactile directionnelle. Celle-ci pourrait être fournie par les déformations de la surface des fibres des soies du cocon, visibles en microscopie électronique à balayage (Figure 33).

Soie du cocon de l'espèce

Cinq lots de trente individus sont constitués à partir d'araignées prélevées dans le même cocon. Les animaux de chacun de ces lots sont dispersés dans des boîtes de Petri, placées dans l'une des conditions suivantes :

- K : arène vide, condition témoin.
- L : addition d'un fragment de soie du cocon d'origine au niveau du secteur cinq de la boîte de Petri, au niveau de la paroi.
- M : addition de soie provenant d'un autre cocon de la même espèce, placé contre la paroi de l'enceinte.
- N : addition de soie du cocon d'origine, au centre de l'arène.
- O : le secteur cinq est celui où s'est développé le cocon. Cette présence antérieure l'a, peut-être, marqué.

Les conditions de température (25°C), d'humidité relative (40%) et d'éclairement (homogène et continu : 4000 lux) sont les mêmes dans les cinq conditions. Dix répétitions sont réalisées pour chacune des conditions.

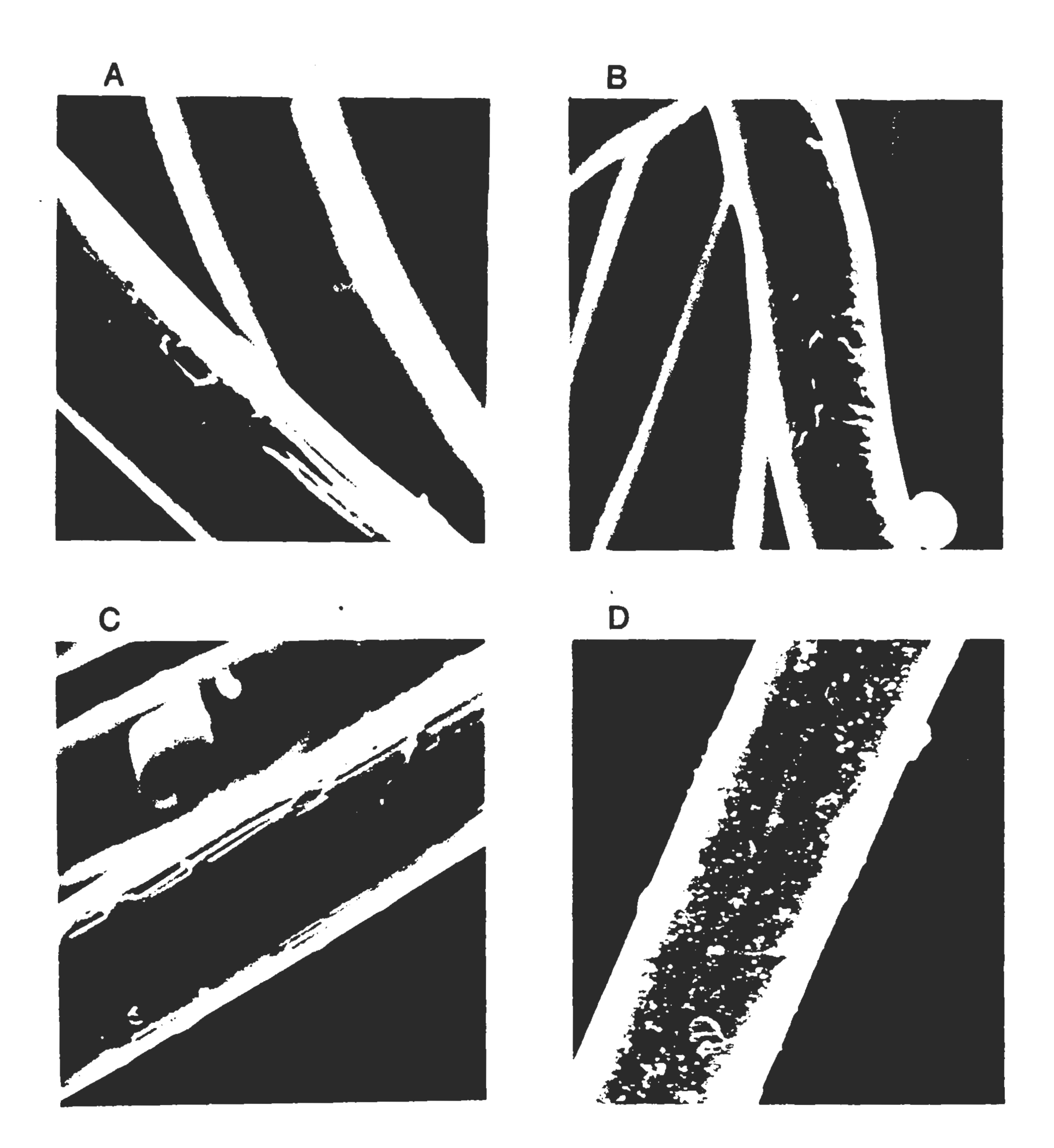


Figure 33 : Fibres de soie de cocon chez *Araneus suspicax*, chez *A. sclopetarius*, chez *A. umbraticus* et chez *Bombyx mori*.

A : soie du cocon d'*Araneus suspicax*; x 4750; diamètre médian = 6,67 µm; ema = 0,67. **B** : soie du cocon d'*A. sclopetarius*; x 4750; diamètre médian = 5,30 µm; ema = 0,75. **C** : soie du cocon d'*A. umbraticus*; x 4750; diamètre médian = 5,30 µm; ema = 0,89. **D** : soie du cocon de *Bombyx mori*; x 1500; diamètre médian 16,65 µm; ema = 3,7. La surface des fibres de soie du cocon des araignées portent des rainures et des dépressions, structures absentes sur la soie de cocon du *Bombyx*.

Ni le canevas temporel ni l'évolution pondérale des araignées ne sont affectés par ces conditions. Dans la condition K, les animaux se regroupent tous ensemble, au niveau de la paroi. Dans huit expériences sur dix, il n'y a qu'un seul groupe formé. Mais le secteur occupé par le groupe diffère d'une expérience à l'autre (Figure 34-K). Après l'essaimage, la position de la soie n'a plus d'effet sur la répartition des araignées. En présence de soie de cocon spécifique (L, M et N), les jeunes araignées s'agrègent dans et sur cette soie, indépendamment de l'origine de la soie proposée (Figure 34-L et M) et de sa position dans l'arène (Figure 34-L et N). Le secteur au niveau duquel s'est développé le cocon n'est pas attractif Figure 34-O).

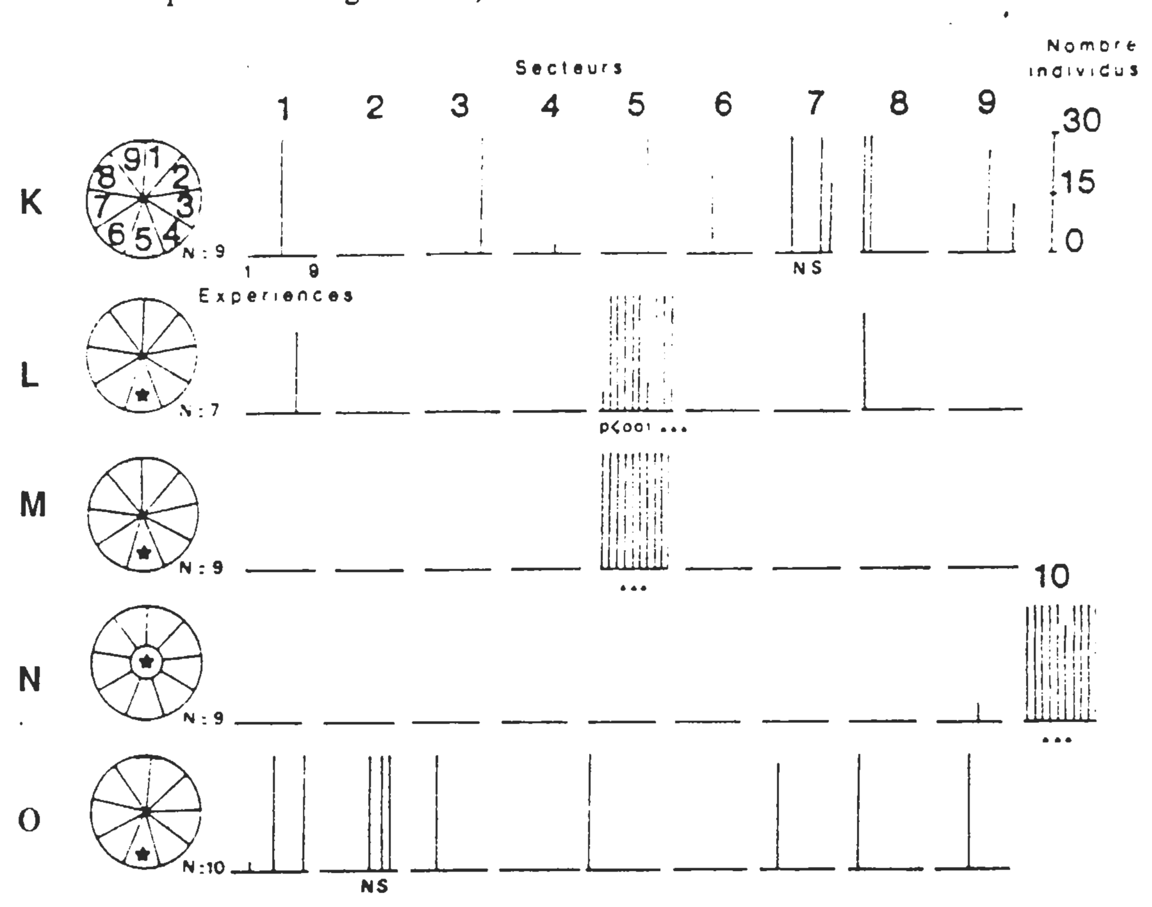


Figure 34 : Influence de la soie du cocon sur le groupement des juvéniles
K : témoin; **L** : soie du cocon d'origine placée dans le secteur 5, à proximité de la paroi de l'arène: **M** : soie d'un autre cocon de la même espèce, dans le secteur 5; **N** : soie du cocon d'origine placée au centre de l'arène: **O** : le secteur 5 a porté le cocon d'origine pendant le développement des oeufs. Le nombre d'individus réunis dans un secteur est représenté pour chaque expérience (N : nombre d'expériences).

La soie du cocon est un facteur attractif temporaire pour les juvéniles deux au début de leur développement. Dans nos conditions expérimentales, cette attraction est indépendante de la position du cocon dans l'arène lorsque l'éclairement est homogène et indépendante de l'origine spécifique de la soie du cocon. L'emplacement où s'est développé le cocon d'origine n'est par contre pas attractif.

Spécificité de la soie du cocon

La régularité de l'attraction des juvéniles par la soie nous permet d'étudier avec plus de précision les paramètres de la soie responsables de cette attractivité.

Dans les mêmes conditions de température et d'éclairement que précédemment, trente juvéniles d'*A. suspicax* sont dispersés dans une boîte de Petri contenant :

- P : de la soie de cocon d'*Araneus folium* (12 répétitions) <u>ou</u> d'*A. sclopetarius* (5 répétitions) <u>ou</u> d'*A. umbraticus* (8 répétitions) <u>ou</u> de soie du cocon d'un insecte, *Bombyx mori* (5 répétitions).
- Q : de la soie de cocon d'*A. suspicax* préalablement lavée soit à l'eau soit à l'éther (10 répétitions pour chacune).
- R : de la soie de cocon d'*A. suspicax* (secteur 4) <u>et</u> de la soie d'*A. folium* (secteur 2; 10 répétitions).
- S : de la soie de cocon d'*A. suspicax* (secteur 4) <u>et</u> de la soie de cocon de *Bombyx mori* (secteur 2; 14 répétitions).
- T : de la soie de cocon d'*A. suspicax* dans chacun des neuf secteurs de la boite (11 répétitions).

En P, dans tous les cas, la majorité des trente araignées, dispersées dans une boîte, se rassemble dans la soie proposée (Tableau 42).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
fol	30	30	30	30	30	30	30	30	29	23	22	20
scl	30	30	30	17	16							
umb	30	30	30	30	30	28	23	20				
Bom	30	30	29	23	15							

Tableau 42 : Nombre de juvéniles *Araneus suspicax* regroupés dans la soie de cocon de trois autres espèces d'araignée et d'une espèce d'insecte.
fol : soie de cocon d'*A. folium*; n = 12; **scl** : soie de cocon d'*A. sclopetarius*; n = 5; **umb** : soie de cocon d'*A. umbraticus*; n = 8; **Bom** : soie de cocon de ver à soie; n = 5. Trente juvéniles par boîte.

En présence de soie du cocon de leur espèce lavée à l'eau ou à l'éther (Q), les jeunes araignées se regroupent sur cette soie. En effet, le séjour dans l'eau ou l'éther puis le séchage font que la soie forme une masse compacte qui devient très difficilement pénétrable pour les animaux. Aucune différence ne peut être mise en évidence entre les nombres d'individus rassemblés sur la soie lavée à l'eau ou à l'éther (Tableau 43; Mann-Whitney : $n1 = n2 = 10$; $U = 29$; $p > 0,05$).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
soie lavée eau	29	28	20	9	30	30	30	23	29	18
soie lavée éther	23	30	30	30	29	30	29	30	30	28

Tableau 43 : Nombre de juvéniles *A. suspicax* regroupés sur la soie de cocon lavée
Trente individus sont dispersés dans chaque boîte. Dix répétitions.

En présence de deux boules de soie provenant de cocons d'espèces d'araignées différentes (R), les juvéniles se répartissent entre les deux boules de soie. Le nombre d'individus regroupés dans l'une ou l'autre soie varie d'une expérience à l'autre. Il n'est cependant pas possible de mettre en évidence une préférence pour l'une ou pour l'autre (Tableau 44; Wilcoxon : $n = 8$; $T = 8$; $p > 0,05$).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
fol	18	15	18	25	1	6	4	2	8	16
sus	12	15	18	5	29	20	26	28	22	7

Tableau 44: Nombre maximum de juvéniles *Araneus suspicax* regroupés dans la soie du cocon d'*A. suspicax* et dans la soie du cocon d'*A. folium*
fol : soie de cocon d'*A. folium*; **sus** : soie de cocon d'*A. suspicax*. Trente individus sont dispersés dans chaque boîte. Dix répétitions.

En présence de la soie de cocon d'*A. suspicax* et de celle de cocon de *Bombyx mori* (S), les araignées se regroupent rarement toutes dans la même soie. Cependant, dans cette condition, les juvéniles sont significativement plus nombreux dans la soie de leur espèce que dans celle du ver à soie (Tableau 45; Wilcoxon : n = 14; T = 8,5; p < 0,01). De plus, pendant la période du groupement stable, les groupes évoluent au cours du temps. Des individus passent de la soie du cocon de *Bombyx* à celle du cocon d'*A. suspicax*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
sus	24	12	23	25	8	30	23	20	20	22	7	19	28	27
Bom	6	18	7	5	22	0	7	10	10	8	6	11	1	3

Tableau 45 : Répartition des juvéniles *Araneus suspicax* entre la soie du cocon d'*A. suspicax* et celle du cocon de *Bombyx mori*
sus : soie de cocon d'*Araneus suspicax*; **Bom** : soie de cocon de *Bombyx mori*. Trente individus sont dispersés dans chaque boîte. Quatorze répétitions.

En présence de neuf boules de soie de cocon de leur espèce (T), toutes les jeunes araignées se répartissent entre les différents morceaux de soie, de façon aléatoire (tableau 46; analyse de variance Kruskal-Wallis : ddl = 8; H = 14,84; p > 0,05). Mais les groupes les plus importants ne dépassent jamais onze individus et ils ne sont pas stables dans le temps. En effet, d'un jour sur l'autre, on assiste à des passages d'un morceau de soie à l'autre. Pourtant, le jour suivant la sortie des juvéniles de la soie, un groupe comprenant les deux tiers au moins des animaux se forme dans un ou deux secteurs contigus avant d'occuper tout l'espace disponible.

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	NP
E1	5	1	1	5	7	5	5	4	4	13
E2	4	3	4	5	5	3	6	2	5	7
E3	0	4	2	6	1	7	2	9	2	3
E4	5	2	2	4	5	5	9	1	3	5
E5	6	1	1	4	5	2	6	7	3	4
E6	3	10	1	5	1	6	3	2	2	3
E7	6	4	3	1	8	1	11	3	2	9
E8	3	0	6	5	3	4	8	1	2	2
E9	5	1	15	1	6	1	1	4	3	7
E 10	1	1	2	4	7	2	6	7	3	3
E 11	3	3	2	5	4	8	8	3	4	10

Tableau 46 : Nombre maximum de juvéniles *Araneus suspicax* dans les neufs fragments de cocon
S 1 à S 9 : soie du secteur 1 à soie du secteur 9; **N P** : nombre d'araignées changeant de secteur pendant la période du groupement; **E 1 à E 11** : répétitions. Trente individus sont dispersés dans chaque boîte.

En présence d'un grand nombre de boules de soie dans la même enceinte, les araignées ne se regroupent pas toutes ensembles dans la même boule de soie. Les groupes constitués ne sont pas stables. Le contact avec la soie limite, dans ces conditions, le comportement grégaire. Pour expliquer ce phénomène nous pouvons émettre l'hypothèse que les juvéniles fraîchement dispersés réalisent des trajets au cours desquels ils rencontrent un lot de soie; ils reconnaissent la soie; le contact avec cette dernière réduit les déplacements des araignées et limite la production d'indices permettant la localisation des congénères (2.4.3) et donc le regroupement de tous les individus. Mais la faiblesse numérique des groupes réduit leur stabilité.

En conclusion, les jeunes araignées se rassemblent à l'intérieur de la soie de cocon, quelle que soit son origine (araignée ou insecte). L'attraction exercée par la soie n'est donc pas d'origine chimique. Ceci est confirmé par le regroupement de juvéniles sur de la soie de leur espèce lavée à l'eau ou à l'éther.

Par contre, les jeunes araignées confrontées à deux soies distinctes se répartissent entre elles. Leur répartition entre deux soies de cocon produites par des araignées d'espèces différentes est équiprobable. Mais en présence de la soie de leur cocon d'origine et de soie d'insecte, elles se regroupent en majorité sur la soie d'araignée. Or la soie de cocon du *Bombyx mori* a une texture et des caractéristiques physiques différentes (figure 33) de celles des cocons d'araignées. Ces différences, perceptibles au niveau tactile, doivent expliquer la préférence des araignées et la faible spécificité de l'attraction.

La soie du cocon attire les juvéniles et stabilise le groupe qui se forme à son contact. La présence de plusieurs amas de soie entraîne la formation de groupes plus restreints mais, dont la stabilité est alors réduite. Il y a donc ambivalence entre l'attraction de la soie et celle des congénères.

Confrontation entre un gradient lumineux et la soie ou le coton

Nous avons testé l'effet d'un leurre végétal (coton) sur le groupement des juvéniles. Pour ces tests, les boîtes de Petri sont placées dans un gradient lumineux comme dans la condition E (p. 83). Les secteurs les plus fortement illuminés sont les secteurs 7, 8 et 9.

Dix juvéniles sont dispersés respectivement :

- U : dans une boite vide (condition témoin),
- V : dans une boite contenant de la soie de leur cocon (secteur 3, le plus faiblement illuminé),
- W : dans une boite contenant un leurre végétal : une boule de coton dilacéré (secteur 3).
- X : dans une boite contenant simultanément dans deux des secteurs faiblement illuminés de la soie de leur cocon (secteur 2) et du coton (secteur 4).

Les juvéniles provenant de quatorze cocons différents ont été testés, dans ces conditions,

Dans la condition témoin (U), les groupes (formés de tous les individus dispersés) se constituent dans les secteurs les plus illuminés (6 en huit, cinq en sept, un en neuf; soit 12 sur 14).

En présence de soie seule (V) ou de coton seul (W), tous les individus se regroupent à l'intérieur de la soie ou du coton (avec pour ce dernier, une exception : un groupe se forme en secteur 8, du côté le plus lumineux). Le coton apparaît comme un facteur attractif aussi efficace que la soie. Le regroupement dans la soie ou le coton est souvent précédé par un regroupement partiel plus ou moins important dans un secteur fortement illuminé. L'attraction par la zone la plus lumineuse est contrebalancée par la présence de la soie ou du coton. Au cours des déplacements aléatoires suivant la dispersion des juvéniles, ces derniers forment des groupements partiels soit dans les secteurs les plus éclairés soit dans la soie ou le coton. La stabilité du groupe de la soie est élevée (inhibition des déplacements), alors que celle du groupe situé dans un secteur fortement éclairé est faible car les araignées, qui le constituent, tissent de nombreux fils à ce niveau. L'activité de ces dernières, en amènent à découvrir la soie et à s'y installer provoquant la diminution du groupe puis sa disparition.

Dans la condition X (présence simultanée de la soie de cocon d'araignée et du coton), le nombre maximum d'individus observés dans l'un et dans l'autre est représenté figure 35. Le plus souvent, deux groupes se forment, l'un (le moins nombreux) dans le coton et le second (le plus important) dans la soie (Wilcoxon : $n = 11$; $T = 10$; $p < 0,05$).

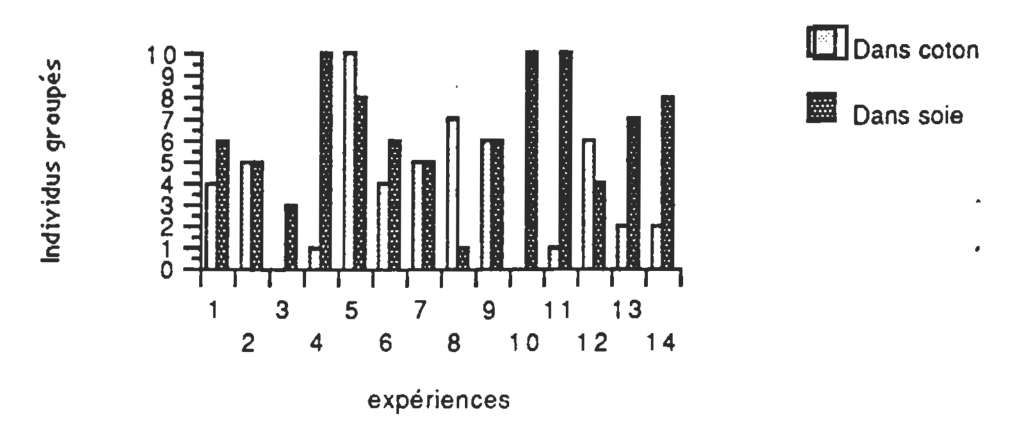


Figure 35 : Nombre maximum de juvéniles *Araneus suspicax* regroupés dans la soie ou le coton
Présence simultanée de soie du cocon et de coton dans la même enceinte. Dix individus sont dispersés dans chaque boîte. Quatorze répétitions.

En absence de soie de cocon d'araignée, le coton est fortement attractif pour les juvéniles, comme la soie de *Bombyx*, même lorsque le coton est placé dans les zones les moins éclairées d'un gradient lumineux. En compétition avec de la soie, la préséance de cette dernière sur le coton est manifeste. Les qualités texturales et tactiles du coton, en particulier la présence de fibres courtes contrairement aux fibres longues de la soie du cocon d'araignée, doivent expliquer la préférence accordée à cette dernière.

Soie du cocon et présence de congénères groupés

Nous avons observé que des *post-pulli* extraits d'un cocon et regroupés dans un secteur d'une boîte de Petri isotrope restaient pendant toute la durée du groupement dans ce même secteur. En va t-il de même si la boîte de Petri contient dans un secteur diamétralement opposé de la soie de cocon ?

A partir d'un cocon, deux lots de trente *post-pulli* sont constitués. Dans des conditions d'éclairement homogène, les individus de chaque lot sont placés dans un secteur donné d'une boîte de Petri :
- Y : boite isotrope,
- Z : boîte contenant, dans le secteur opposé au groupe de juvéniles, de la soie de cocon.
Vingt trois répétitions sont réalisées.

En Y, les araignées restent dans le secteur, où elles ont été placés au départ de l'expérience, jusqu'au moment de l'essaimage. Ils tissent,rapidement, un réseau soyeux qui les recouvrent.

Dans la boîte contenant de la soie du cocon (Z), les *post-pulli* ne s'éloignent guère de leur position d'origine. Au fur et à mesure que les animaux muent, les juvéniles deux se regroupent dans ce secteur d'origine. Dans dix cas sur vingt trois, ces juvéniles s'y maintiennent jusqu'au moment de la dispersion. Dans les autres cas, les jeunes araignées restent groupées dans le secteur d'origine un jour ou deux puis migrent vers la soie du cocon où elles se rassemblent à nouveau. Lors de la constitution du réseau de soie autour du groupe, les juvéniles peuvent découvrir la soie du cocon ce qui entraîne le déplacement du groupe vers la soie du cocon. Il n'y pas de différence au niveau temporel entre les conditions Y et Z, ni entre les lots dont le groupement est stable et ceux dont les juvéniles passent dans la soie du cocon. Le contact avec des congénères comme le contact avec de la soie de cocon stabilisent les groupes de juvéniles.

Soie de cheminement

A la suite de leurs déplacements dans la boîte de Petri, les juvéniles produisent des fils de cheminement (diamètre médian : 0,67 µm; ema = 0,25) couvrant le fond de la boite. Ils sont plus denses au niveau du lieu de groupement. Mais, il est possible de soulever le couvercle de la boite sans détruire cet arrangement et le groupement des juvéniles. Si nous procédons de la sorte le jour précédant l'essaimage, il suffit de souffler légérement sur le groupe de juvéniles pour désorganiser leur groupement et provoquer leur départ hors de la boite. Dans cette boite, où nous avons repéré la position du groupement, nous dispersons dix juvéniles deux, venant de muer, dans la moitié opposée de la boite (10 répétitions).

Les juvéniles se regroupent alors rapidement dans le secteur précédemment occupé par leurs congénères quelle que soit sa position. La moitié au moins des dix individus se trouvent dans le secteur marqué, quarante minutes après leur dispersion et tous ensemble dans ce secteur le lendemain .

La soie de cheminement des congénères est un indice de communication et sa présence dans une boîte de Petri oriente, rapidement, les araignées vers la zone de la boîte où cette soie est la plus dense. L'utilisation de telles pistes physiques pour s'orienter a été démontrée chez les mâles de deux espèces de *Lycosidae*. Chez *Lycosa punctulata* et *L. rabida*, les mâles utilisent leurs pédipalpes pour suivre le fil de cheminement de femelles matures. Mais le fil transporte deux types d'information : une information chimique et une information tactile. Cependant, l'information tactile est prédominante chez *L. rabida* qui est capable de suivre des imitations de fil de femelle ou même un fil de cheminement de mâle (Tietjen et Rovner, 1982). Malheureusement, la fragilité des fils de cheminement des juvéniles ainsi que la petite taille des animaux ne nous a pas permis de réaliser ce type d'essais et de déterminer la présence d'une éventuelle information chimique sur les fils de cheminement des juvéniles. Cependant, des juvéniles d'*Araneus sclopetarius* placés dans les conditions décrites plus haut se regroupent également dans le secteur préalablement occupé par des juvéniles d'*A.suspicax*. Nous ne constatons donc pas de spécificité chimique déterminante entre les soies de ces deux espèces.

Conclusion

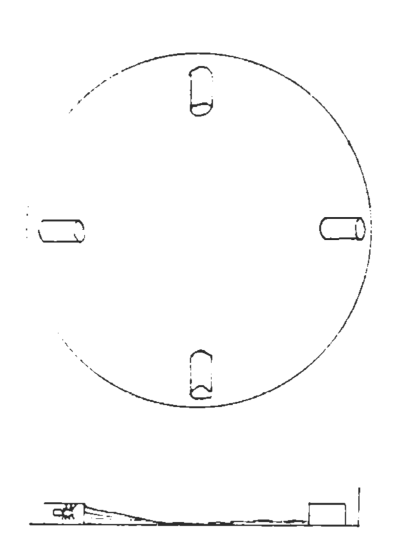
L'agrégation des juvéniles deux est le résultat de plusieurs processus successifs mettant en jeu la soie (produite par la mère comme celle produite par les juvéniles eu-mêmes) et les juvéniles eux-mêmes :

- Augmentation de l'actitivé motrice des jeunes araignées isolées en l'absence de contact avec un réseau de soie et/ou de congénères.
- Production de fils de cheminement lors des déplacements. Ces fils constituent des pistes et transmettent les vibrations, permettant la localisation des congénères. Mais, les caractéristiques des premiers déplacements restent à démontrer. Ces déplacements sont-ils aléatoires, mettent-ils en jeu des récepteurs sensoriels (perception des vibations du substrat grâce à la lyrifissure située en arrière des griffes tarsales; vision...?).
- Attirance, synchronisation des déplacements des différents individus, orientation des congénères et constitution de groupes temporaires.
- Production de soie autour des groupes temporaires, créant une hétérogénéité du milieu et entraînant le rassemblement de tous les individus au niveau du groupe temporaire le plus important.
- Limitation des déplacements et stabilisation du groupe lorsque le contact entre congénères est étroit, limitation et stabilisation renforcées par le contact entre les jeunes et la nappe de soie, qu'ils ont tissés et qui les entourent.
- Site de rassemblement : aléatoire en milieu isotrope, dans la zone la plus illuminée dans un gradient lumineux, au niveau d'un amas de soie ou d'un leurre.

2.4.6.4 - Présence de refuges

Dix *post-pulli* sont dispersés dans une boîte de Petri, contenant quatre cylindres de papier (L = 1 cm; d = 0,5 cm) disposés dans les quatre directions Nord (R1), Sud (R3), Est (R4) et Ouest (R2), avec un éclairement homogène (15 répétitions).

Aucun rassemblement ne se réalise en dehors des cylindres (Tableau 47). Il n'y pas formation de plus de deux groupes et le plus souvent tous les individus sont regoupés dans le même cylindre. La position du cylindre est indifférente. En considérant l'ensemble des résultats, dans neuf cas sur quinze, le regroupement de tous les individus se réalise dans le même cylindre ($p < 0{,}001$; test binomial). A l'intérieur du refuge de regroupement, les araignées tissent un entrelacs de soie.



R1	R2	R3	R4	Ailleurs
	8	2		
1		8	1	
		5	5	
			10	
		2	7	
10				
	4	6		
			10	
	9	1		
10				
			10	
10				
	10			
	10			
			10	

Tableau 47 : Groupement de dix juvéniles *A . suspicax* initialement dispersés dans une boîte contenant de quatre refuges
R 1 à R 4 : refuge 1 (Nord) à refuge 4 (Est). Effectif, n = 15.

La rencontre d'un refuge par une araignée va la stabiliser à ce niveau. Le refuge, en fournissant des points d'attache dans les différentes dimensions de l'espace, facilite la constitution d'un réseau de soie. Cette activité va permettre aux différents individus de se localiser et de se regrouper. La conjonction du contact entre individus et du contact avec l'entrelac de soie du refuge limite, alors, les déplacements et assure la stabilité du groupe. En présence de plusieurs refuges en papier, les araignées se regroupent dans le même, contrairement aux groupes plus réduits et plus nombreux qui se forment en présence de plusieurs boules de soie.

2.4.6.5 - Présence de congénères

Présence de congénères groupés

Nous regroupons dix juvéniles deux, venant de muer, dans un secteur d'une boîte de Petri, puis dans la moitié opposée nous dispersons dix autres juvéniles provenant du même cocon. Les boîtes sont alors observées pendant sept heures, tous les quarts d'heure, et la position des différents animaux notée (trente observations).

Les juvéniles groupés s'écartent peu les uns des autres, mais ils s'entourent d'un réseau soyeux. Les individus dispersés se déplacent activement et rejoignent les précédents, dans la grande majorité des cas, dans leur secteur de regroupement (Figure 36). Le groupement définitif se réalise dans la journée dans seize cas sur trente

observations et le lendemain pour les autres (médiane = 300 minutes; valeurs extrêmes : 10 minutes - entre 8 et 20 heures). La rapidité du regroupement de tous les individus est comparable à celle observée lors de la dispersion de juvéniles deux dans une boîte contenant le feutrage de soie, résultat du groupement préalable d'araignées qui ont été enlevées. Cette rapidité de rassemblement (quelques heures) est supérieure à celle mise en évidence avec des juvéniles dispersés dans un enceinte isotrope (deux jours).

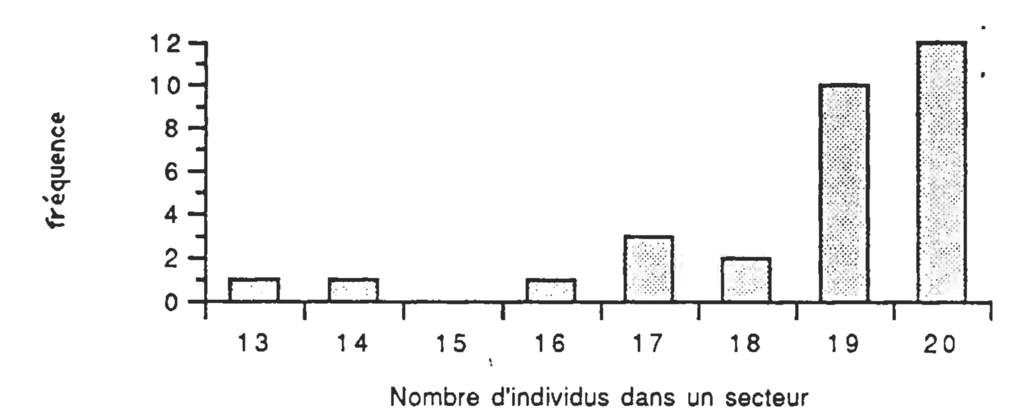


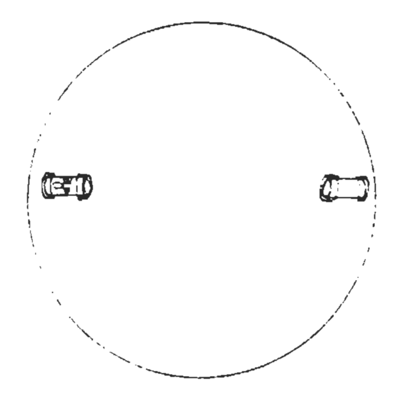
Figure 36 : Nombre d'*A. suspicax* dans le secteur du rassemblement de dix juvéniles après addition de dix nouveaux animaux.

Les juvéniles dispersés dans une enceinte s'agglomèrent rapidement à leurs congénères regroupés. Si les vibrations produites par les individus groupés interviennent, il n'est pas possible d'exclure une attraction par émission de substance chimique volatile.

Présence olfactive de congénères groupés

Nous disposons dans une boîte de Petri, deux cylindres de papier opposés (Nord-Sud ou Est-Ouest) dont chacune des extrémités est obturée par un manchon de gaze. L'un des cylindres est vide, le second contient dix *post-pulli*. Dix autres animaux sont dispersés dans la boîte. Le cylindre contenant les araignées est placé successivement dans les quatre directions (huit répétitions pour chaque direction).

Tous les animaux se rassemblent sur les manchons de gaze de l'un des cylindres. Mais dans aucune des directions, il n'y a regroupement préférentiel de la majorité des individus sur le cylindre contenant des congénères (Tableau 48; test binomial par direction et pour l'ensemble : $p > 0,05$.



Nord		Sud		Est		Ouest	
CA	CV	CA	CV	CA	CV	CA	CV
10		10		10		10	
10		10		10		9	1
10		9	1	10		7	3
9	1	8	2	7	3	6	4
8	2		10		10		10
	10	1	9		10		10
1	9	1	9	1	9	2	8
1	9	4	6	1	9	3	7

Tableau 48 : Groupement de dix juvéniles *A. suspicax* en présence de deux cylindres dont l'un contient des congénères

C A : cylindre avec congénères; C V : cylindre sans congénères. Effectif, n = 32.

La réunion des juvéniles deux n'est donc pas liée à l'émission par les congénères d'une substance chimique volatile. Pourtant, nous l'avons vu, les J 2 disposent de poils classés comme des chémorécepteurs (Foelix, 1970) et d'organes tarsaux. Les premiers répondent, par une activité électrique, à divers sels et acides (Drews et Bernard, 1976; Harris et Mills, 1977), et les seconds à des substances chimiques volatiles (Dumpert, 1978). Au niveau comportemental, Blanke (1973, 1975) a montré que des mâles utilisent des signaux chimiques volatils pour s'orienter vers les femelles. De nombreux mâles se dirigent vers les femelles conspécifiques grâce à des phéromones sexuelles (Kaston, 1936; Engelhardt, 1964; Hegdekar et Dondale, 1969; Jackson, 1978; Tietjen, 1977). En plus de l'attractivité des juvéniles isolés par les juvéniles groupés, le groupement des congénères est source de stabilité. Le groupement a pour conséquences de modifier le milieu (tissage d'un entrelac de fils de soie plus important à son niveau), mais aussi, d'entretenir des contacts étroits entre congénères. Or, une chémoréception de contact a été mise en évidence, par exemple chez *Araneus diadematus* (Witt, 1975). Celle-ci intervient, chez les espèces sociales, dans la reconnaissance des individus (Kullmann, 1972; Krafft, 1975). L'hypothèse de l'intervention d'une chémoréception de contact lors de la rencontre de congénères, ne peut être exclue.

2.4.6.6 - Présence d'oeufs

Regroupement autour des oeufs et oophagie

Les femelles d'*Araneus suspicax*, élevées au laboratoire, pondent plusieurs cocons à intervalles réguliers. La masse des oeufs (collés les uns aux autres) de chaque cocon est dégagée de la soie et placée dans une boîte de Petri. Le développement des oeufs est surveillé chaque jour.

Dès l'éclosion, vingt individus sont prélevés dans les cocons contenant au moins dix oeufs non éclos. Ces animaux sont disséminés, par lot de dix, dans deux enceintes circulaires mises en conditions d'éclairement homogène et une température de 25°C. L'une des arènes est vide (condition A1) et sert de témoin. La seconde contient dix oeufs non développés, réunis dans un secteur (secteur 3; condition B1). Dans chaque condition, les dix individus d'un lot sont pesés : en début d'expérience, le jour de l'essaimage, puis tous les trois jours (100 répétitions).

Aucune différence significative entre les deux conditions A1 et B1 ne peut être mise en évidence au niveau de l'évolution temporelle des araignées (moment de la deuxième mue : mA1 = 4 jours; ema = 0,65 - mB1 = 4 jours; ema = 0,46; moment de la dispersion : mA1 = 9 jours; ema = 0,93 - mB1 = 9 jours; ema = 0,82).

Les *post-pulli* Jp1, dispersés, ne se regroupent pas sur les oeufs. Posés au contact des oeufs et pesés juste avant la deuxième mue, ils ne présentent jamais de gain de poids.

Dans les boîtes de Petri isotrope (A1), le regroupement des juvéniles deux se fait dans tous les secteurs, de façon équivalente. La répartition des rassemblements est différente en B1 (Chi carré = 101,3; ddl = 8; $p < 0,001$) , où trois types de regroupements sont observables :

- toutes ou la majorité des araignées d'une boîte se rassemblent sur les oeufs et y restent jusqu'au moment de l'essaimage (57/100 cas; test binomial : $p < 0,001$).
- un petit nombre d'araignées stationne sur les oeufs pendant un jour ou deux, après la mue des Jp1. Puis elles se regroupent toutes dans un autre secteur (26/100 cas).
- toutes les araignées se réunissent dans un secteur autre que celui contenant les oeufs et y restent jusqu'au moment de l'essaimage (17/100 cas; Figure 37).

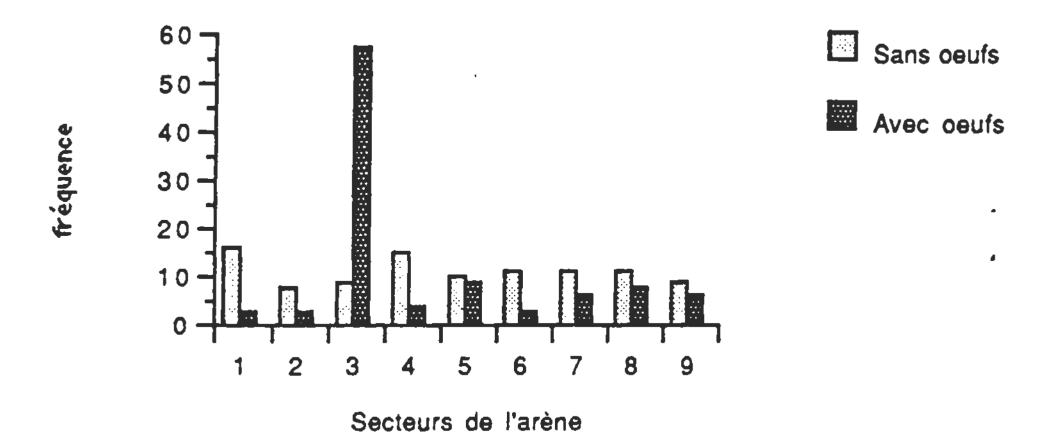


Figure 37 : Répartition des groupes de juvéniles *A. suspicax* dans les secteurs d'une arène en présence ou en l'absence d'oeufs (éclairement isotrope)
A1 : absence d'oeufs; **B1** : présence d'oeufs. n = 100.

Les araignées au contact des oeufs y plantent leurs chélicères et en drainent le contenu liquide, ne laissant que les enveloppes.

Le poids de tous les lots diminue au cours de l'expérimentation en A1. La perte pondérale de l'éclosion à la dispersion spontanée (PE- PD; PE : poids à l'éclosion; PD : poids à l'essaimage) est en corrélation positive avec le poids à l'éclosion (corrélation de Kendall : n = 100; z = 5,93; p < 0,001). La médiane du pourcentage de perte journalière de poids en A1 est doublée par rapport à celle observée en B1 (mA1 = 2,3%; ema = 0,43; mB1 = 1,15%; ema = 1,04). En effet, en présence des oeufs (B1), deux catégories de lots se distinguent. Pour l'une d'elles, le poids au moment de la dispersion (PD) est égal ou supérieur au poids d'éclosion (PE; 18/100 cas). Pour l'autre catégorie, le poids à la dispersion est inférieur au poids à l'éclosion mais tout en étant plus élevé que le poids à la dispersion de leurs témoins A1 (Mann-Whitney : n1 =n2 = 82; z = 4,78; p < 0,001). Des pesées individuelles confirment l'impression visuelle, que seuls quelques animaux par lot grossissent fortement en B1.

Aucun des J2 de la condition témoin (A1) ne mue. Ils meurent d'inanition, sans avoir construit de toile individuelle ni avoir présenté de cannibalisme. Par contre, dans la condition expérimentale B1, des passages du stade J2 au stade J3 s'observent dans vingt cinq cas sur cent. Le nombre d'exuviations par lot de dix individus varie de 1 à 3, avec une médiane de 1. Les J2 qui muent, pesés individuellement après l'exuviation, ont un poids toujours supérieur à 0,9 mg. Ils se trouvent dans les lots dont le poids augmente pendant la période de groupement mais aussi dans des lots pour lesquels la perte pondérale est faible. En effet, tous les individus d'un lot ne grossissent pas de façon équivalente. De plus, cette mue est facilitée pour les lots dont le poids à l'éclosion est important. Ainsi, le poids (PE) des lots présentant de telles mues (m = 6,3 mg; eam = 0,60) est significativement plus élevé que celui des lots n'en présentant pas (m = 5,7 mg; ema = 0,51; Mann-Whitney : n1 = 25; n2 = 75; z = 3,11 ; p < 0,001). Enfin, le nombre de ces mues dans un lot est liée à l'accroissement du poids entre l'éclosion et l'essaimage (corrélation Kendall : n = 25; z = + 2,8; p < 0,003). Cette exuviation est, le plus souvent, concomittante de l'essaimage. Elle peut cependant se manifester avant la dispersion, le J3 restant groupé avec ses congénères J2 un jour ou deux. Le cannibalisme vis à vis des congénères ne se manifeste que rarement (9/100 cas). Il est le fait des J3 et il n'intervient que cinq ou six jours après la dispersion (et la mue). Dans ces cas-là seulement, il est possible de remarquer des traces d'excrétats sur le sol de la boîte. Les J3 isolés dans une boîte de Petri ou une boîte rectangulaire construisent une toile individuelle dans les vingt quatre heures suivant leur isolement, alors que seulement quelques uns des J2 séparés au même moment construiront une telle toile après plusieurs jours de séparation.

La durée du groupement est supérieure dans les lots alimentés par des oeufs et présentant des passages du stade J2 au stade J3, à celle de leur lot témoin (Wilcoxon : n = 20; T = 0; p < 0,005). Cette différence n'est pas significative entre les lots alimentés, sans exuviation, et leurs témoins (W; n = 35; z = 1,45; p > 0,05; ns).

En conclusion, dans nos conditions d'éclairement isotrope, le rassemblement des juvéniles deux se réalise dans un secteur aléatoire, en l'absence d'oeufs. En présence d'oeufs, les juvéniles se réunissent préférentiellement au niveau des oeufs, mais des exceptions subsistent. Nous retrouvons les processus décrits plus haut : déplacements des juvéniles dispersés et formation d'un réseau de cheminement, rencontre avec (ou attraction par) des congénères ou une hétérogénéité du milieu qui limite les déplacements, formation de groupes partiels dont le plus important, en nombre d'individus oriente le regroupement des autres à son niveau. Les *post-pulli* Jp1 ne s'alimentent pas à partir des oeufs non développés. Par contre, les juvéniles deux vident les oeufs de leur contenu (à condition qu'ils ne soient pas désséchés et durs). Cette consommation est temporaire, car les J2, après l'essaimage, ne se retrouvent jamais sur des oeufs ajoutés dans leur arène et ne les consomment pas (leur poids diminue). Les jeunes J2 présentent donc des réponses comportementales leur permettant de reconnaître et d'utiliser une source de nourriture non mobile. Cette alimentation permet à quelques individus de passer au stade suivant sans avoir tissé de toile individuelle et sans avoir capturé des proies. Mais, la présence de J3 entraîne un allongement de la période de groupement.

Influence d'un gradient lumineux sur l'oophagie

Pour tester les effets d'un gradient lumineux sur l'oophagie, nous plaçons des *post-pulli* du même cocon dans deux boîtes de Petri : l'une vide (condition C1), l'autre contenant des oeufs non éclos dans le secteur 3 (condition D1). Dans chacune des conditions, soixante répétitions sont réalisées. La température ambiante est de 20°C (60% HR) et l'illumination des secteurs 6, 7, 8 et 9 est supérieure à celle des secteurs restants.

Au niveau de l'évolution temporelle, aucune différence significative ne peut être mise en évidence entre les conditions C1 et D1.

La figure 38 présente la répartition des groupes suivant les secteurs et les zones. Dans la condition C1, les groupes se répartissent en majorité dans les quatre secteurs de la zone la plus illuminée de l'arène (Chi carré = 36,77; ddl = 1; p < 0,001). Par contre, en présence des oeufs (D1), les fréquences de rassemblements dans les deux zones ne diffèrent pas (Chi carré = 1,91; ddl = 1; p > 0,05). Ce résultat est dû à la concentration de groupes sur les oeufs du secteur 3 (18/ 60 cas; test binomial : p < 0,001). La compétition entre les deux sites de groupement est mise en évidence par l'étude de la dynamique des phénomènes. En effet, dans 58/60 cas, un nombre variable de juvéniles séjourne sur les oeufs un jour ou deux; dans 42 de ces cas, les juvéniles se rassemblent définitivement dans un secteur autre que celui des oeufs (en particulier dans le secteur 7, fortement éclairé : 17/60 cas; test binomial: p < 0,001; figure 39). Le regroupement sur les oeufs n'a lieu que lorsque le groupement partiel, qui se constitue sur les oeufs, est plus important, en nombre d'individus, que les autres groupements partiels.

La perte de poids entre l'éclosion et l'essaimage est plus faible en présence des oeufs (D1) qu'en leur absence (C1). Ainsi, le poids au moment de la dispersion est de 5,7 mg (ema = 1,05) en D1 et de 4,6 mg (ema = 0,45) en C1. Les juvéniles, malgré un stationnement qui peut être de courte durée sur les oeufs, les consomment.

Dans dix huit lots de la condition D1, des individus passent au stade J3, alors qu'aucun des juvéniles des soixantes lots placés en condition C1 ne passe au stade J3. Le nombre de mues par lot est de un (ema = 1,05). Ce nombre dépend de l'accroissement de poids entre l'éclosion et l'essaimage (corrélation Kendall : n = 21; z = +2,20; p = 0,013). Mais de plus, la probabilité de muer augmente lorsque le poids d'origine est élevé (Poids éclosion des lots avec mues = 6,3 mg; ema = 0,68; Poids des lots sans mues = 5,7 mg; ema = 0,64; Mann-Whitney : n1 = 21; n2 = 39; z = 2,58; p = 0,005).

La comparaison des poids à l'éclosion de l'échantillon B1 (oeufs à 25°C) avec ceux de l'échantillon D1 (oeufs à 20°C) montre qu'il n'y a pas de différence significative entre eux (Mann-Whitney : $n1 = 60$; $n2 = 100$; $z = 1,28$; $p > 0,05$). Pourtant, le nombre total d'individus ayant mué pour la troisième fois en D (7,16%) est significativement supérieur à celui de la condition C1 (4%; Chi carré = 7,64; $0,01 < p < 0,001$). A 20° C, les juvéniles s'alimentent plus efficacement à partir des oeufs qu'à 25° C. Ceci s'explique par le fait qu'à 20°C l'humidité relative est plus élevée qu'à 25°C. En effet, l'humidité intervient, d'une part sur la déshydratation des animaux et d'autre part, sur le déssèchement des oeufs. Or, ces derniers durcissent en désséchant, ce qui limite l'ingestion de leur contenu par les juvéniles. Car, selon Schick (1972), les juvéniles ne disposeraient pas d'enzymes digestives pour liquéfier les tissus ou seraient incapables de les utiliser.

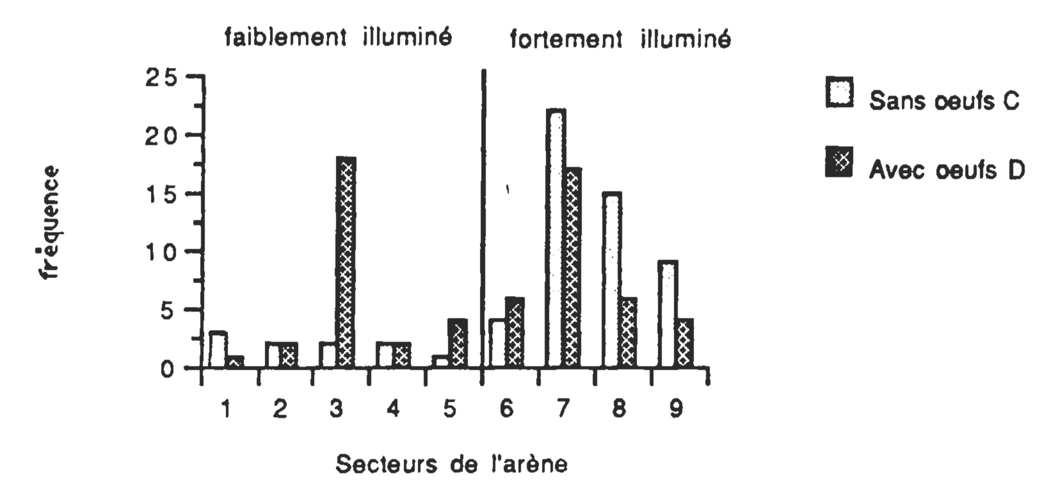


Figure 38 : Répartition des groupes d'*A. suspicax* dans les secteurs d'une arène, placée dans un gradient lumineux, en présence ou en l'absence d'oeufs
C 1 : absence d'oeufs; D 1 : présence d'oeufs (secteur 3). n = 60.

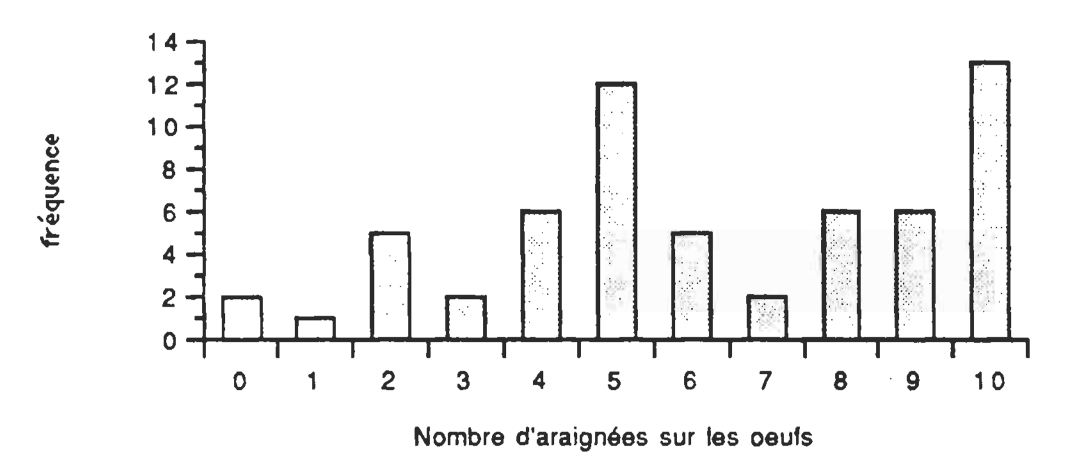


Figure 39 : Nombre maximum de juvéniles *A . suspicax* stationnant sur les oeufs au cours de la période de groupement
Dix individus par boîte. 60 répétitions.

En conclusion, une hétérogénéité du milieu entraîne une diminution des déplacements des juvéniles deux et cristallise leur regroupement à son niveau. Dans un milieu présentant deux sources d'hétérogénéité (secteur fortement illuminé et secteur faiblement illuminé mais contenant des oeufs), les regroupements de l'ensemble des juvéniles se répartissent également au niveau de l'une ou de l'autre de ces sources. La

situation du regroupement définitif et stable dépend de celle du premier regroupement partiel ayant atteint un nombre suffisant d'individus pour orienter et attirer les autres à leur niveau. La consommation des oeufs par les juvéniles est importante, même lorsque ces derniers ne se regroupent pas à leur niveau. Cette alimentation rend possible le passage de juvéniles du stade J2 au stade J3 en l'absence de construction de toile individuelle et de capture de proies. Le nombre d'individus capables de muer varie avec la température et l'humidité relative.

Influence de l'humidité et de la température sur l'oophagie

L'effet de l'humidité sur l'oophagie a été testé en comparant des juvéniles placés dans une arène ne contenant que des oeufs non développés à d'autres mis en présence simultanée d'oeufs et d'une coupelle de coton imbibée d'eau. Douze lots de dix individus sont observés dans chacune des conditions suivantes :
- E1 : présence d'oeufs (secteur 3), température 20° C et humidité relative 60%.
- F1 : présence d'oeufs (secteur 3) et à l'opposé présence d'une coupelle de coton (secteur 7) , température 20° C.
- G1 : présence d'oeufs, température 25° C et humidité relative 40%.
- H1 : présence d'oeufs et d'une coupelle de coton, température 25° C.

Les *post-pulli* mis en expérience ont été prélevés dans les cocons ayant servi à tester l'effet de l'humidité (p. 85-86). Nous pourrons ainsi comparer les résultats obtenus en présence et en l'absence d'oeufs (ainsi à E1 correspond G de 2.4.6.2; à F1, H; à G1, I; à H1, J). L'éclairement est homogène dans toutes ces conditions.

A une température donnée, les durées du groupement augmentent dans les lots alimentés avec des oeufs. Les durées médianes, séparant l'éclosion du moment de la dispersion spontanée des juvéniles sont présentées figure 40, pour chaque condition.

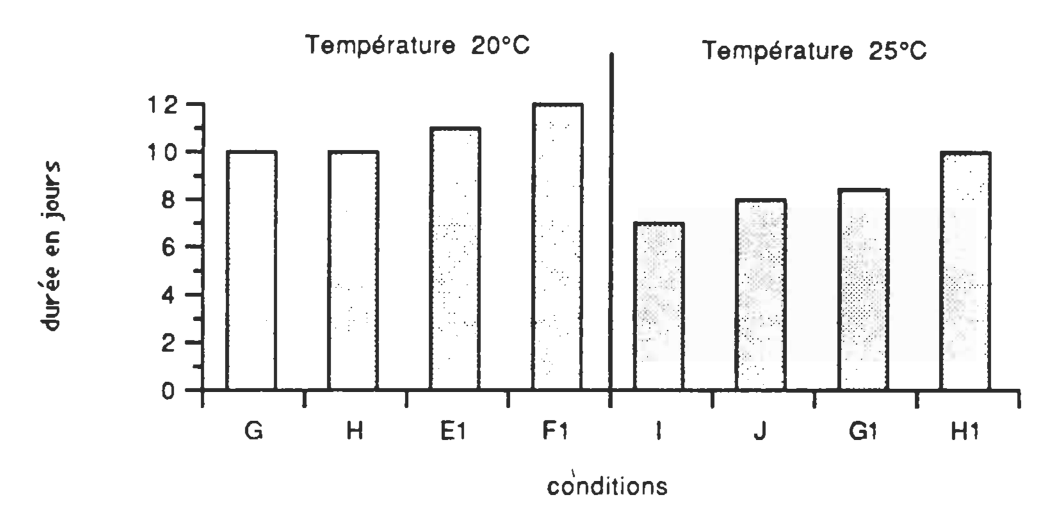


Figure 40 : Durées médianes de l'éclosion à la dispersion spontanée des juvéniles *A. suspicax* dans différentes conditions de température, d'humidité en l'absence ou présence d'oeufs

Température 20°C : **G**, absence d'oeufs et absence d'eau; **H**, absence d'oeufs et présence d'eau; **E1**, présence d'oeufs et absence d'eau; **F1**, présence d'oeufs et présence d'eau. **Température 25°C** : **I**, absence d'oeufs et absence d'eau; **J**, absence d'oeufs et présence d'eau; **G1**, présence d'oeufs et absence d'eau; **H1**, présence d'oeufs et présence d'eau.

En l'absence d'oeufs, la présence ou non d'eau ne modifie pas cette durée; en revanche, la présence d'oeufs entraîne un allongement de la période de groupement (tableau 49). Cet allongement se manifeste malgré la présence de J3, qui viennent de muer, et qui restent groupés avec les J2. La possibilité de s'alimenter au cours de la

période de groupement permet aux juvéniles deux et trois de rester grouper plus longtemps.

	20°C	25°C
SOSŒ/AOSŒ	U = 72; p > 0,05; ns	U = 52; p > 0,05; ns
SOSŒ/SOAŒ	U = 39; p <0,05	U = 27; p< 0,01
AOSŒ/AOAŒ	U = 27; p < 0,01	U = 28,5; p >0,01

Tableau 49 : Comparaisons des durées médianes de groupement en fonction des différentes conditions

SOSŒ/AOSOE : absence d'eau et d'oeufs comparé à présence d'eau et absence d'oeufs; **SOSŒ/SOAŒ** : absence d'eau et d'oeufs comparé à absence d'eau et présence d'oeufs; **AOSŒ/AOAŒ** : présence d'eau et absence d'oeufs comparé à présence d'eau et d'oeufs.

Dans les quatre conditions E1, F1, G1 et H1, le rassemblement des araignées se réalise sur les oeufs. Cependant, dans les conditions F1 et H1 (présence d'eau), dans la moitié des cas, les jeunes araignées se rassemblent d'abord sur les oeufs, puis au niveau de la coupelle humidifiante. Les araignées sur le coton boivent de l'eau. Il est arrivé quelquefois, qu'une goutte d'eau libre soit présente dans l'arène. Dans ces cas, les juvéniles tentent d'y boire, mais incapables de résister aux tensions superficielles de la goutte d'eau, ils se noient. Les jeunes araignées sont attirés vers l'eau. Cette attirance pose les mêmes problèmes que ceux discutés à propos de la lumière. Les juvéniles deux possèdent des récepteurs sensoriels, les organes tarsaux dont la fonction de récepteurs à l'eau a été suggérée (Blumenthal, 1935).

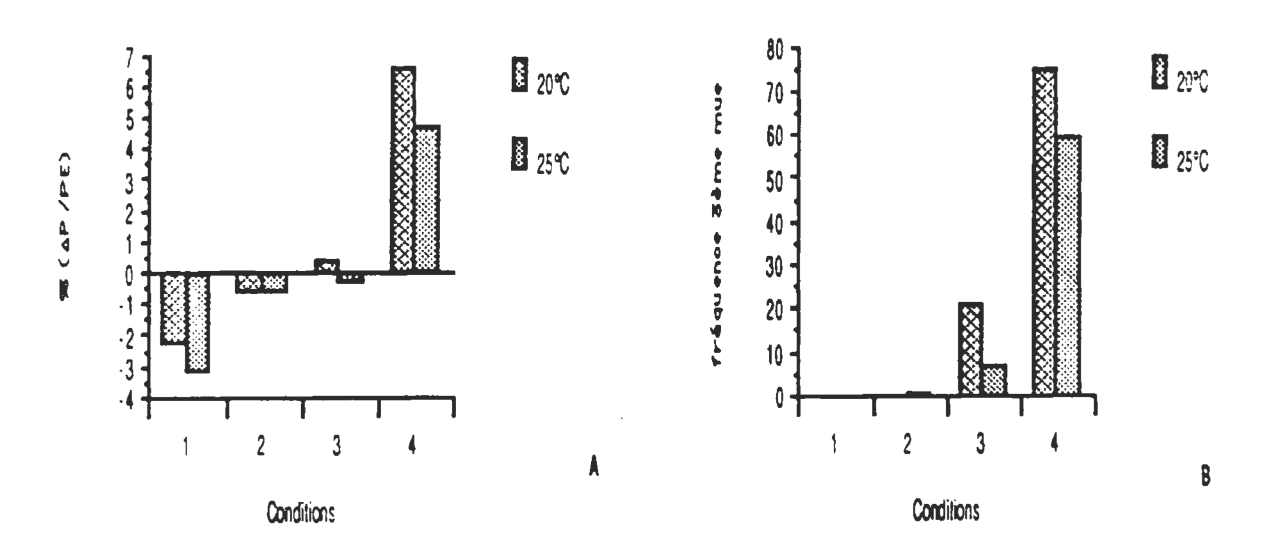


Figure 41 : Variation du poids des individus et du nombre de passages J2-J3 en fonction de l'humidité

A : Evolution du pourcentage de variation journalière de poids; **B** : Evolution du nombre d'individus changeant de stade (passage J2-J3). Effectif de départ : 120.

1 : ambiance sèche (pas de coupelle), absence d'oeufs; **2** : ambiance sèche, présence d'oeufs; **3** : ambiance humide (coupelle), absence d'oeufs; **4** : ambiance humide, présence d'oeufs.

En absence de coupelle humidifiante, la perte de poids entre l'éclosion et l'essaimage est, presque totalement, compensée aussi bien à 20°C qu'à 25°C. En présence d'une source d'humidité, tous les juvéniles gagnent du poids de façon importante. Cet

effet est plus important à 20°C qu'à 25°C (Figure 41-A).

Ces pertes plus limitées de poids, ou même ces gains de poids, observés entre l'éclosion et l'essaimage, se traduisent par le fait qu'un nombre de plus en plus important d'individus passent du stade J2 au stade J3. Ainsi, en E1 et G1, le nombre médian de mues par lot de dix individus est respectivement de deux et de un; en F1 et H1, il est de sept et de cinq (Figure 41-B). Mais, le nombre de J3 est supérieur dans les conditions E1 et F1 (20°C) à celui des conditions G1 et H1 (25°C). Les juvéniles sont pesés individuellement après l'essaimage. Le poids médian des J3 est de 1,1 mg (de 0,9 à 1,4 mg) dans les conditions F1 et H1. Il est légèrement supérieur en E1 et G1 : 1,2 mg (de 0,9 à 2,0 mg). Seuls les individus dont le poids atteint au moins 0,9 mg peuvent passer au stade J3. Comme aucune des araignées à l'éclosion ne dépasse ce poids, si elles n'ont pas la possibilité de boire de l'eau ou de s'alimenter à partir d'oeufs au stade J2, elles doivent construire une toile individuelle et capturer des proies pour pouvoir atteindre le poids critique (solution plus coûteuse et aléatoire). A 20°C, le pourcentage d'individus passant du stade J2 au stade J3 (E1 : 17,5%; F1 : 62,5%) est supérieur à celui observé dans les conditions à 25°C (G1 : 5,8%; H1 : 49,2%). Le développement plus rapide des animaux à 25°C qu'à 20°C se fait aux dépens de leurs réserves alimentaires et limite la probabilité que ces animaux passent au stade suivant en faisant l'économie de la construction d'une toile et de la prédation.

Tous les animaux d'un lot ne muent pas le même jour. Les premières mues sont le plus souvent concomitantes de l'essaimage. Mais, quelques individus muent huit jours après la première mue enregistrée. Cependant, dans dix-sept cas sur trente neuf (nombre de lots présentant une troisième mue), des individus ayant mué restent groupés avec les J2 de un à quatre jours. De plus, la présence de J3 n'entraîne pas nécessairement des manifestations de cannibalisme et lorsqu'elles ont lieu, ce n'est que trois à cinq jours après la dispersion. Enfin, le cannibalisme ne touche pas exclusivement les J2 restant dans une arène mais il peut se produire aussi entre les J3. Ceci implique que la dispersion des juvéniles deux n'est pas la conséquence de modifications morphologiques telle qu'une augmentation de la densité des soies recouvrant le corps des J3.

Des traces d'excrétion sont repérables à partir du moment de l'essaimage, avant toute manifestation de cannibalisme, mais uniquement dans les lots présentant des troisièmes mues. Elles sont plus nombreuses après les cas de cannibalisme. Donc, seuls les J3 excrètent après la consommation exclusive d'oeufs, en revanche, l'excrétion se produit chez les J2 seulement après la consommation de congénères ou de proies mobiles.

Des comportements constructeurs de deux types apparaissent dans les conditions où l'humidité est élevée : construction de retraite temporaire commune à plusieurs individus (17/48 cas) et construction d'une toile individuelle (4/48 cas). La construction d'une toile "géométrique" est toujours le fait d'individus J3 très gros. En effet, leur poids individuel est compris entre 1,9 et 2,0 mg. Cette construction est possible malgré la présence d'un nombre important de congénères (plus de huit). Elle précède, alors, une réduction très rapide du nombre de congénères restants par cannibalisme. Dans un cas, une de ces araignées a subi la quatrième mue. Si, à partir du moment où un individu à construit une toile, des proies sont fournies en abondance, d'autres individus (jusqu'à quatre) peuvent alors construire une toile individuelle et une retraite et s'y maintenir malgré l'éxiguité de la boîte.

Il y a ambivalence entre une source d'humidité et d'eau et une source de nourriture (oeufs non développés). La présence combinée de ces deux sources dans une arène permet aux juvéniles d'atteindre le poids critique de 0,9 mg au-delà duquel ils muent et passent au stade J3 sans être obligés de se nourrir de proies mobiles après construction d'un piège. Il est vraisemblable que dans la nature ces conditions peuvent être réunies, au moins pour quelques individus. La rosée peut fournir de l'eau et la présence générale d'oeufs non éclos dans les cocons, la nourriture. Cependant, le poids des araignées à l'éclosion, en élevage, est toujours nettement inférieur au poids critique de mue. Les J2, pour la plupart sont obligés de se nourrir, donc de construire une toile "géométrique", avec tous les aléas que cela comporte, avant de pouvoir muer. Une alimentation abondante réduit les besoins en espace (liés à la construction de la toile individuelle). Elle

permet la cohabitation et le développement de plusieurs juvéniles trois (avec leur toile) dans un volume restreint. Une telle variation de l'espace territorial et de la taille des toiles en fonction de la densité des proies a été mis en évidence chez une espèce solitaire, *Agelenopsis aperta* (Riechert, 1978).

En résumé, les araignées dont le poids à l'éclosion est élevé, ont un avantage important pour poursuivre leur développement. La possibilité de s'alimenter à partir d'oeufs (oophagie) et d'absorber de l'eau favorise le développement des juvéniles deux qui ont pu l'utiliser. Ces animaux, après la mue, sont capables de construire une toile dans des conditions défavorables et de défendre cet espace, même en présence de nombreux congénères. Ils peuvent alors occuper les sites les plus favorables. Leurs chances de survie sont donc fortement augmentées.

Présence simultanée de soie du cocon et d'oeufs

Pour comparer l'effet attractif de la soie du cocon et celui des oeufs non développés, nous dispersons des *post-pulli* dans deux boîtes de Petri, mises dans des conditions d'éclairement homogène :
- I1 : présence d'oeufs (secteur 3)
- J1 : présence d'oeufs (secteur 3) et soie du cocon (secteur 7).
Douze répétitions sont réalisées dans chacune des conditions.

En présence des oeufs seuls (I1), les araignées se regroupent à leur contact. En présence de soie et d'oeufs, quelques juvéniles passent un jour ou deux sur les oeufs (médian du nombre maximum de juvéniles observés sur les oeufs = 2; de 0 à 6) puis se regroupent dans la soie (médian du nombre maximum de juvéniles observés dans la soie = 10) où ils restent jusqu'à l'essaimage. Malgré tout, dans la condition J1, des araignées gagnent du poids et un certain nombre d'entre elles muent pour la troisième fois. L'ingestion du contenu des oeufs se fait donc dès les premiers jours suivant la deuxième mue. Mais, cette consommation est plus faible que celle observée pour les araignées en présence d'oeufs seulement (pourcentage de variation journalière de poids : en I1 : 0; ema = 0,98; en J1 : - 0,82 (ema = 0,67; Mann-Whitney : $n1 = n2 = 12$; $U = 55$; $p > 0,05$). Cela se traduit par un nombre significativement moindre d'individus capables de muer en J1 (9/120) qu'en I1 (20/120; Chi carré : ddl = 1; $z = 5,82$; $0,02 < p < 0,01$).

Les juvéniles deux dispersés se réunissent et se stabilisent au contact d'oeufs non développés. Mais en présence simultanée de soie et d'oeufs, les jeunes araignées se rassemblent toujours dans la soie, malgré un groupement partiel possible sur les oeufs et l'apport alimentaire qu'ils constituent. La soie du cocon procure un cadre de vie directement utilisable, limitant les déplacements, et supplante l'effet stabilisateur des oeufs, au niveau desquels, les araignées doivent tisser un réseau soyeux protecteur.

Influence d'oeufs viables de l'espèce

L'éclosion des oeufs d'un cocon est généralement synchrone. Il reste toujours des oeufs non éclos. Ces oeufs, séparés immédiatement des jeunes araignées, n'éclosent jamais. En revanche, à la suite de l'exposition au froid ou de sécheresse d'un cocon, tous ses oeufs n'éclosent pas simultanément et en son sein peuvent se trouver des juvéniles deux, des *post-pulli*, des *pulli* et des oeufs qui éclosent plus tard. Ces oeufs viables, au développement retardé, sont ils distingués des oeufs non-viables que l'on trouve dans tout cocon ?

Des *post-pulli* sont dispersés dans deux boîtes de Petri (dix répétitions). L'une contient des oeufs non développés du cocon d'origine des animaux (oeufs non viables), la seconde des oeufs prélevés dans un cocon pondu depuis un jour ou deux (oeufs viables; le reste des oeufs est conservé et nous vérifions qu'ils se développent et éclosent).

Dans un cas comme dans l'autre, les araignées se rassemblent au niveau des oeufs. De nombreux lots gagnent du poids pendant la période de groupement. Ces gains sont

supérieurs avec les oeufs frais, sans que cette différence soit significative (Mann-Whitney : n1 = n 2 = 10; U = 33; p > 0,05). Et quatre pour cent des individus testés dans chaque situation muent.

Le contenu des oeufs viables est ingéré tout comme celui d'oeufs non développés. Il n'y a donc pas distinction de la qualité des oeufs. Or, dans des conditions défavorables de développement des oeufs (froid, sécheresse), la synchronisation des éclosions est affectée. Les juvéniles deux, les plus précoces, peuvent alors consommer les oeufs non encore éclos, ce qui leur permet de résister plus longtemps aux mauvaises conditions et, éventuellement, de les surmonter. De plus, il doit exister un processus protégeant les oeufs d'un cocon de la prédation des juvéniles deux d'un autre cocon. En effet, les cocons sont, le plus souvent, accolés les uns aux autres dans la retraite de la femelle au fur et à mesure de leur ponte. La ponte d'un nouveau cocon survient au moment de l'éclosion des oeufs du précédent. Mais, malgré l'attirance des juvéniles pour les oeufs, la soie du cocon qui les entoure, et son contact limite leurs déplacements. La soie du cocon a donc une double fonction protectrice : limiter les échanges gazeux, protégeant ainsi les juvéniles de la déshydratation et limiter les déplacements des juvéniles en son sein, évitant ainsi la prédation des oeufs des cocons voisins.

Oeufs d'autres espèces d'araignées

Deux couples de dix *post-pulli* sont mis en présence, soit d'oeufs de leur espèce, soit d'oeufs d'une autre espèce. Les oeufs de trois espèces sont testés : *Araneus folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*.

Les principaux résultats sont donnés tableau 50.

	A. su	A. f		A. su	A. sc		A. su	A. um	
N	120	120		110	110		110	110	
NŒ	10	7	M p>0,05	8	3	M p>0,05	8,5	6	M p>0,05
N 3M	10	14	Cc p>0,05	13	6	Cc p>0,05	13	1	Cc p<0,001
% VJ	-0,86	0	M p>0,05	-0,38	-0,72	0,05	0,32	-1,13	M p=0,05

Tableau 50 : Comparaison du comportement des juvéniles *Araneus suspicax* en présence d'oeufs de son espèce ou d'oeufs d'espèces différentes.

A. su : *Araneus suspicax*; **A. f** : *Araneus folium*; **A. sc** : *Araneus sclopetarius*; **A. um** : *Araneus umbraticus*. **N** : nombre d'individus testés par lot de dix; **NŒ** : nombre médian d'individus sur les oeufs durant la période de groupement; **N 3M** : nombre de juvéniles deux ayant mué; **% VJ**: pourcentage de variation journalière de poids, $((\Delta P/P)J)\times 100$; **M** : test de Mann-Whitney; **Cc** : Chi carré.

Les oeufs d'araignées sont attractifs quelle que soit leur origine. Par contre, l'ingestion de leur contenu varie suivant l'espèce. Les gains de poids et les nombres de mues des juvéniles *Araneus suspicax* sont équivalents lorsque ceux-ci ingèrent des oeufs de leur espèce ou des oeufs d'*A. folium* et d'*A. sclopetarius*. Mais, ces deux critères sont significativement inférieurs lorsqu'ils ne disposent que d'oeufs d'*A. umbraticus*, bien que ces oeufs soient en partie ingérés.

Pour vérifier le pouvoir attractif des oeufs, nous avons mis à la disposition de dix *post-pulli*, dans la même arène, dix oeufs de leur espèce et dix oeufs d'une autre espèce.

Des individus stationnent quelques jours sur les deux paquets d'oeufs, avant de se regrouper soit sur l'un d'entre eux, soit, plus rarement, dans un autre secteur. Les résultats sont résumés tableau 51.

	su/f	su		su/sc	su		su/u	su	
N	220	220		100	100		140	120	
NŒ1	4,5	8	M p>0,05	5	5	M p>0,05	8,5	7	M p>0,05
NŒ2	4			7			2,5		
N 3M	26	16	Cc p>0,05	9	6	Cc p>0,05	23	11	Cc p<0,05
%VJ	-0,03	-0,7	M p>0,05	0	-0,45	M p>0,05	0,45	-0,35	M p<0,02

Tableau 51 : Comparaison du comportement des juvéniles *Araneus suspicax* en présence d'oeufs de leur espèce et des oeufs d'une autre espèce
su/f : présence d'oeufs d'*A. suspicax* et d'*A. folium*; **su** : contrôle avec uniquement des oeufs de l'espèce; su/sc : présence d'oeufs d'*A. suspicax* et d'oeufs d'*A. sclopetarius*; su/u : présence d'oeufs d'*A. suspicax* et d'*A. umbraticus*. **NŒ1** : médian du nombre maximum d'individus observés sur les oeufs de leur espèce; **NŒ2** : médian du nombre maximum d'individus observés sur les oeufs de l'autre espèce; **N 3M** : nombre de juvéniles 2 ayant mué; **%VJ** : médian du pourcentage de variation journalière du poids. **M** : test de Mann-Whitney; **Cc** : test du Chi carré. **N** : nombre d'individus testés par lots de dix.

Les pourcentages de variation journalière de poids et les nombres de mues observés, en présence des deux sortes d'oeufs, sont toujours supérieurs à ceux des groupes témoins. Le nombre d'oeufs disponibles influe sur le nombre d'araignées susceptibles de grossir et de muer.

Le nombre d'individus sur les oeufs de l'autre espèce n'est significativement inférieur à celui sur les oeufs spécifiques qu'avec les oeufs d'*A. umbraticus*, confirmant la distinction entre *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* d'une part, et *A. umbraticus* d'autre part. Les trois premières espèces sont considérées comme étant apparentées. Cependant, *A. umbraticus* appartient à la même famille. Il y a reconnaissance des oeufs de l'espèce et des espèces voisines et dans une moindre mesure des oeufs d'espèces de la même famille. Ceci est à rapprocher de l'observation selon laquelle des oeufs d'*A. diadematus (Argiopidae)* donnés à des préjuvéniles de *Chiracanthium pennatum (Clubionidae)* restent indemnes alors que des oeufs de leur espèce sont vidés de leur contenu (Canard, 1984). La reconnaissance des oeufs peut être due à des substances chimiques de contact ou aux caractéristiques de la surface du chorion. Sans pouvoir exclure la première possibilité, la seconde paraît probable. En effet, la surface du chorion est recouverte de sphères, résultat probable d'une sécrétion muqueuse produite lors de la ponte (figure 42). La densité et le diamètre de ces sphères permettent de distinguer les espèces entre elles (Grim et Slobodchikoff, 1982). Cette couverture spécifique rend possible une distinction des oeufs au niveau tactile, mais la nature chimique de cette sécrétion peut aussi intervenir.

Nous avons essayé de modifier les qualités de cette surface en soumettant les oeufs à deux solvants : l'eau et l'alcool à 90%. Les résultats sont les suivants (Tableau 52).

	eau	alcool	témoin			
N	110	110	110			
NŒ	6	4	10	Mea p>0,05	Met p>0,05	Mat p<0,01
N 3M	4	4	5			
%VJ	0,41	0	-1,28			

Tableau 52 : Comportement des juvéniles Araneus suspicax en présence d'oeufs de leur espèce lavés à l'eau ou à l'alcool.
N : effectif par lots de dix; **NŒ** : médian du nombre maximum d'individus observés sur les oeufs; **N 3M** : nombre de juvéniles deux ayant mué; **%VJ** : médian du pourcentage de variation journalière du poids. **Mea** : test de Mann-Whitney entre les résultats obtenus avec les oeufs lavés à l'eau et ceux lavés à l'alcool; **Met** : Mann-Whitney entre les oeufs lavés à l'eau et les oeufs témoins; **Mat** : Mann-Whitney entre les oeufs lavés à l'alcool et les oeufs témoins.

Le lavage à l'eau ne fait apparaître aucune différence significative avec les témoins. Par contre, le lavage à l'alcool rend les oeufs significativement moins attractifs que les oeufs témoins.

L'alcool modifie donc les qualités de surface des oeufs, soit en éliminant des substances substances chimiques attractives, soit (ou et) en transformant les qualités tactiles de la surface.

Broyats d'oeufs spécifiques

Des oeufs de l'espèce sont broyés dans le secteur trois du papier filtre recouvrant le fond d'une arène circulaire et les débris de chorion enlevés. Des *post-pulli* sont alors dispersés dans cette arène (dix répétitions). Dans sept cas, les juvéniles deux se rassemblent au niveau du broyat, les pièces buccales de ces animaux sont en contact avec le papier supportant le broyat. Les juvéniles restent groupés dans ce secteur jusqu'au moment de l'essaimage et dans un lot, deux individus dont l'abdomen s'est renflé, muent et passent au stade J3.

Le contenu des oeufs est donc "reconnu", impliquant, au moins, une perception tacto-chimique. Il peut être mangé (bien qu'il soit désséché) et cette alimentation peut entraîner le passage de quelques individus au stade suivant.

Oeufs de Bombyx mori

Nous avons proposé aux jeunes araignées des oeufs de *Bombyx mori*. Ces oeufs ont une taille voisine de celle des oeufs d'araignées. Les oeufs du ver à soie sont souillés par du méconium, à l'odeur désagréable pour l'odorat humain. Pour contrôler un effet possible de cette sécrétion sur le comportement des araignées, nous avons offert des oeufs de *Bombyx* lavés à l'eau, le méconium étant soluble dans l'eau. Les résultats sont résumés dans le tableau suivant (Tableau 53).

	TsŒ	TŒ	B	Bl
N	140	140	140	140
NŒ	___	8	1,5	2
N 3M	0	24	0	0
%VJ	-1,92	-0,5	-1,96	-1,81

Tableau 53 : Comportement de juvéniles *Araneus suspicax* en présence d'oeufs de *Bombyx mori*.

N, NŒ, N 3M et **%VJ** : mêmes légendes que les tableaux précédents. **TSŒ** : témoins sans oeufs; **TŒ** : témoins avec oeufs; **B** : présence d'oeufs de *Bombyx mori* non lavés; **B 1** : présence d'oeufs de *Bombyx mori* lavés à l'eau.

Les juvéniles ne se rassemblent pas sur les oeufs de *Bombyx* qu'ils soient lavés ou non. Dans la période précédant le regroupement des juvéniles, certains d'entre eux sont observés temporairement au niveau des oeufs de *Bombyx*, aucun ne les consomme. Ils n'ingèrent pas leur contenu et leurs poids, au moment, de l'essaimage ne diffèrent pas de ceux des juvéniles dispersés dans une enceinte vide. Ils sont par contre significativement inférieurs à ceux des araignées placées avec des oeufs de leur espèce (Mann-Whitney : $n1 = n2 = 14$; $p < 0,001$, dans les deux cas). Il en va de même pour le nombre de mues. Si les oeufs de *Bombyx* ne sont pas consommés, les larves, qui en éclosent, sont immédiatement dévorées par les jeunes araignées.

Les oeufs de *Bombyx* sont peu attractifs pour les araignées qui ne les consomment pas. Les oeufs d'araignées exercent donc bien une attraction sélective sur les juvéniles de leur espèce. Cette attraction décroit lorsque les oeufs proposés appartiennent à des espèces moins apparentées mais de la même famille. Elle disparaît en présence d'oeufs d'insecte et, peut-être, cela reste à vérifier, lorsque les oeufs proviennent d'espèces appartenant

à d'autres familles d'araignées. Nous émettons l'hypothèse que la reconnaissance se fait au niveau tactile par l'intermédiaire des sphères recouvrant le chorion des oeufs. Chez *Araneus suspicax*, ces sphères sont de diamètre variable. Cependant, la majorité d'entre elles (95%) a un diamètre compris entre 1,05 µm et 2,3 µm avec une moyenne de 1,8 µm (nombre d'oeufs mesuré = 5). Les sphères restantes ont un diamètre nettement plus important (moyenne = 4,47 µm). Elles sont plus nombreuses au contact de deux oeufs et interviennent probablement dans l'agglomération des oeufs. La densité de ces sphères varie de 31 à 15 pour 100 µm carré (Figure 42). Cependant, nous ne pouvons exclure une reconnaissance chimique puisque le contenu des oeufs, en absence du chorion, est attractif.

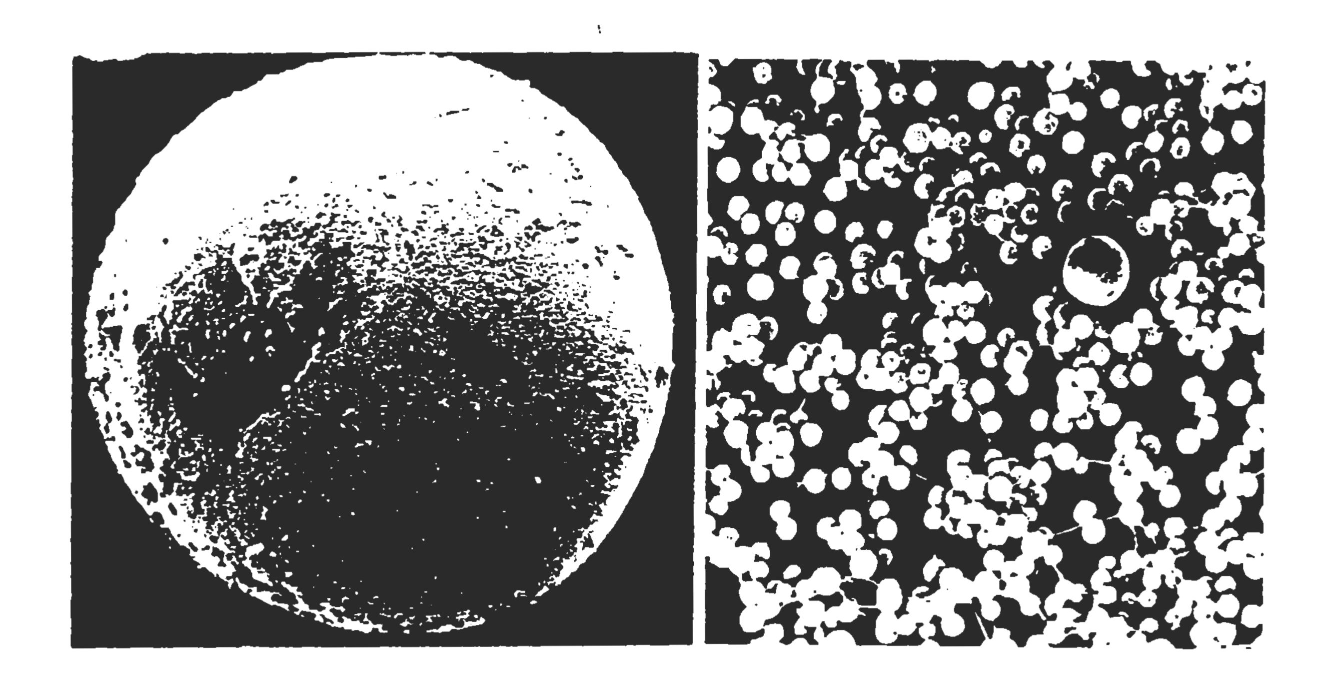


Figure 42 : Surface du chorion des oeufs d'*Araneus suspicax*, observée en microscopie à balayage.
A : un oeuf, plusieurs jours après la ponte; x 95; **B** : détail de la surface, recouverte de sphères de diamètres différents; x 530

Conclusion

L'oophagie est connue chez de nombreuses familles d'araignées (Tableau 54). Elle intervient toujours dans la période juvénile mais, soit pendant la phase préjuvénile aux stades *post-pullus* Jp1 ou préjuvénile Ji1, soit au cours du premier stade juvénile J2, c'est à dire, pendant la phase de groupement des animaux au sein des enveloppes du cocon. Malgré le petit nombre d'espèces étudiées, elle est le fait d'animaux au même stade de développement pour une famille donnée.

Famille	espèces	période	auteurs
Argiopidae			
	Araneus diadematus	juvénile J2	Canard, 1984
	A. quadratus		"
	A. suspicax		Ramousse, 1984
Clubionidae			
	Chiracanthium carnifex	préjuvénile	Lecaillon, 1904
	C. inclusum		Peck et Whitcomb, 1970
	C. pennatum	Ji1	Canard, 1984
	Agroeca brunnea	Ji1	"
Dysderidae			
	Dysdera erythrina	préjuvénile	Canard, 1984
	Dysdera crocata	Ji1	"
Gnaphosidae			
	Drassodes lapidosus	préjuvénile	Holm, 1940
Theriidae			
	Achaearanea tepidariorum	juvénile J2	Valerio, 1974
Thomisidae			
	Misumemops	préjuvénile	Schick, 1972
	Oxyptila	Jp1	Canard, 1984
	Xysticus erraticus	"	
	Thomisus onustus	"	
Sparassidae			
	Micrommata virescens	préjuvénile Jp1	Canard, 1984
Scytodidae			
	Loxosceles reclusa	préjuvénile	Hite et Gladney, 1966

Tableau 54 : Familles d'araignées chez lesquelles l'oophagie a été mise en évidence

Nous avons montré :
- que l'alimentation se fait aussi bien à partir d'oeufs non développés que d'oeufs frais et même du vitellus.
- que les oeufs sont attractifs pour les jeunes araignées de leur espèce. Cette attraction est temporaire; elle disparaît après l'essaimage chez *Araneus suspicax*.
- que l'attraction des juvéniles et leur alimentation sont moins efficaces avec des oeufs d'une autre espèce de la même famille.
- que des oeufs d'araignées d'une autre famille ou des oeufs d'insectes sont sans effet.
- que la reconnaissance des oeufs est probablement tactile et peut-être chimique. Nous pensons qu'elle se fait par l'intermédiaire de la surface du chorion.
- que l'alimentation des juvéniles à partir des oeufs, leur permet de muer sans avoir recours à la capture de proies par l'intermédiaire de la construction d'une toile individuelle. Une humidité importante et la possibilité de boire de l'eau augmentent dans de fortes proportions le nombre d'individus capables de muer. Les animaux qui s'alimentent d'oeufs, même si cette alimentation n'est pas suffisante pour leur permettre de muer, survivent plus longtemps que ceux ne disposant d'aucune source de nourriture.
- que les juvéniles J3 peuvent rester plusieurs jours groupés avec des J2, sans présenter de cannibalisme. Mais ce dernier se manifeste lorsque les J3 sont suffisamment lourds (et

grands) pour définir et défendre l'espace nécessaire à la construction d'une toile individuelle dans l'espace restreint d'une boîte de Petri. Les juvéniles qui s'alimentent à partir des oeufs ont donc des atouts supplémentaires pour survivre et occuper les sites de construction les plus favorables. De plus, nous avons montré précédemment qu'une exposition au froid des cocons entraînait une réduction du nombre de jeunes éclos (1.2.3.1). Ceux-ci disposent, ainsi, d'une quantité plus importante de nourriture qui leur permet de survivre malgré des conditions défavorables. L'oophagie a, donc, un rôle régulateur face aux aléas climatiques.

2.4.7 - Tolérance

Le groupement des juvéniles implique une tolérance réciproque, d'autant plus nécessaire que ceux-ci sont capables de manger des oeufs et éventuellement des proies mobiles. Cette tolérance a été mise en évidence tant chez les araignées sub-sociales que chez les araignées sociales (Krafft, 1970a). Chez *Cyrtophora citricola*, espèce sub-sociale, les jeunes restent temporairement groupés les premiers jours. Il n'y a pas de mécanisme spécifique de tolérance. Il est, par exemple, possible d'ajoindre des jeunes d'autres espèces au groupe (Blanke, 1972).

Chez les espèces sociales, comme *Stegodyphus sarasinorum*, *Stegodyphus mimosarum* et *Agelena consociata*, les mécanismes responsables de cette tolérance réciproque ont été mis en évidence. Elle est contrôlée par deux stimulus : tactile et chimique, chez les deux premières espèces (Kullmann et Zimmermann, 1971; Kullmann, 1972). Chez *Agelena consociata*, il y a intervention de différents stimulus, selon un ordre correspondant à une inspection de plus en plus poussée du congénère, stimulus vibratoires, réaction comportementale couplée à un contrôle tactile et en dernier lieu un stimulus chimique de contact (Krafft,1970b; 1973 et 1974).

2.4.7.1- Tolérance entre *post-pulli* d'*Araneus suspicax* et de *post-pulli* d'une autre espèce.

Dix *post-pulli* d'*Araneus suspicax* sont dispersés dans une boîte de Petri auxquels sont ajoutés dix *post-pulli*, soit d'*Araneus suspicax* d'un autre cocon, soit d'*A. folium*, soit d'*A. sclopetarius*, soit d'*A. umbraticus* (vingt répétitions pour chaque combinaison). Chaque lot de dix individus est pesé au début de l'expérience et au moment de l'essaimage. Les caractéristiques du regroupement des animaux sont notées, ainsi que le moment du cannibalisme et l'espèce du juvénile concerné. Les *post-pulli* d'*A. suspicax* d'un cocon ne sont pas distinguables de ceux d'un autre cocon, aussi ces derniers sont ils marqués à l'encre de chine. Mais, cette marque disparaît avec la mue et il est impossible de reconnaître l'origine des J2.

Lors de la confrontation *suspicax/suspicax*, *suspicax/folium* et *suspicax/sclopetarius*, les vingt individus d'un lot se regroupent, le plus souvent, dans le même secteur (Tableau 55). Aucune différence significative n'est mise en évidence en comparant les fréquences de regroupement total (RT) à celles de regroupement partiel (RP) entre les conditions (Chi carré; *sus/sus* et *sus/fol* : Cc = 1,44; *sus/sus* et *sus/sclop* : Cc = 2,5; *sus/fol* et *sus/sclop* : Cc = 0; dans tous les cas ddl = 1 et $p > 0,05$). Par contre, le rassemblement de tous les individus est rare dans la situation *sus/umb* et la différence est significative (Chi carré = 29,19; ddl = 1; $p < 0,001$).

Dans toutes les situations, un nombre plus ou moins important d'individus des deux espèces confrontées sont l'objet du cannibalisme de leurs congénères. Ce cannibalisme intervient au moment de la deuxième mue (passage JP1 à J2; cannibalisme précoce : CP), avant que les J2 ne se regroupent. En effet, il n'y a pas synchronisation parfaite des mues de tous les animaux d'une boîte de Petri: certains muent un ou deux

jours avant leurs congénères. Les J2 les plus précoces, attaquent et mangent leurs congénères restés au stade *post-pullus*. Ensuite, tous les J2 se regroupent, dans le même secteur, pendant plusieurs jours. A la fin de la période de groupement, il peut y avoir cannibalisme post-essaimage (CE) entre les J2.

		Cannibalisme Précoce		Regroupement		Cannibalisme Essaimage	
	n	sus	autre	RT	RP	sus	autre
sus/sus	20	13 (6,5)	9 (4,5)	20		22 (5,8)	
sus/fol	20	12 (6,0)	12 (6,0)	17	3	4 (2,1)	1 (0,005)
sus/scl	20	32 (16,0)	23 (11,5)	16	4	17 (10,1)	9 (5,1)
sus/umb	20	48 (24,0)	28 (14,0)	2	18	0	2 (1,2)

Tableau 55 : Mise en présence de *post-pulli* d'origine différente

n : nombre de lots étudiés dans une situation. Chaque lot est formé de dix individus de chaque espèce. **RT** : fréquence des regroupements des vingt araignées dans le même secteur; **RP** : regroupement partiel. **Cannibalisme** : fréquence des araignées attaquées et mangées par leurs congénères et entre parenthèses pourcentage. **sus/sus** : *post-pulli* d'un cocon d'*A. suspicax* réunis à ceux d'un autre cocon; **sus/fol** : *post-pulli* d'*A. suspicax* et d'*A. folium*; **sus/scl** : *post-pulli* d'*A. suspicax* et d'*A. sclopetarius*; **sus/umb** : *post-pulli* d'*A. suspicax* et d'*A. umbraticus*.

Le cannibalisme précoce touche de façon équivalente les membres des deux espèces mises en présence dans les confrontations *sus/sus*, *sus/fol* et *sus/sclop* (respectivement Chi carré : 0,43; 0,47; 1,34; dans tous les cas, ddl = 1; p > 0,05). Dans la situation *sus/umb*, les individus de l'espèce *suspicax* sont mangés en plus grand nombre que ceux de l'espèce *umbraticus* (Tableau 55; Chi carré = 8,11; ddl = 1; 0,01 < p < 0,001). Ce cannibalisme ne s'exprime que dans les cas où le passage du stade Jp1 au stade J2 est mal synchronisé. Dans ces cas là, ce sont les animaux de l'espèce dont le poids à l'éclosion est le plus élevé pour le lot, qui cannibalisent ceux de l'autre espèce et quelquefois ceux de leur espèce (pour l'ensemble des situations : 30/42 cas; Chi carré = 7,71; ddl = 1; 0,01 < p < 0,001). Nos conditions expérimentales, qui mettent en présence deux lots de *post-pulli* d'origine différente, accroîssent la probabilité d'une mauvaise synchronisation du développement de ces araignées et par conséquence les risques de cannibalisme. Ce cannibalisme est faible tant chez *A. suspicax* que chez *A. folium*, il augmente chez *A. sclopetarius* et chez *A. umbraticus* (comparaison des fréquences de cannibalisme d'*A. suspicax* dans les différentes situations; *sus/sus* et *sus/scl* : Cc = 8,11; ddl = 1; 0,01 < p < 0,001; *sus/sus* et *sus/umb* : Cc = 22,36; ddl = 1; p < 0,001).

Le cannibalisme post-essaimage, qui intervient après la dispersion des J2, est toujours le fait des animaux les plus lourds à ce moment-là. Mais aucun des seize cents individus observés n'a réussi à passer au stade J3, malgré l'apport nutritif pour certains individus de ces deux types de cannibalisme. L'apport alimentaire de l'oophagie est donc supérieur à celui du cannibalisme.

Donc, le cannibalisme se manifeste à deux moments, lors du passage du stade Jp1 au stade J2 (cannibalisme précoce) et lors de l'essaimage (cannibalisme post-essaimage). La fréquence du cannibalisme précoce s'amplifie avec la désynchronisation du développement des juvéniles d'un cocon. Ce dernier phénomène se produit lorsqu'un cocon se développe dans des conditions défavorables et entraîne une augmentation des risques d'oophagie et des risques de cannibalisme. Les juvéniles survivants disposent, alors, de réserves alimentaires fortement accrues, accroîssant leurs chances de survie.

2.4.7.2 - Tolérance entre Juvéniles deux d'*Araneus suspicax* et *post-pulli* (Jp1)

Jour de l'exuviation des J2.

Nous avons mis en présence des J2, venant de muer, avec des *post-pulli* de leur espèce et des autres espèces testées précédemment. Chaque type de confrontation est dupliqué de telle sorte, que dans un cas des animaux intacts sont mis en présence les uns des autres et que dans l'autre cas, des Jp1 préalablement lavés à l'alcool sont mélangés à des J2 d'*A. suspicax*.

Les deux types de cannibalisme décrits plus haut se retrouvent dans ces situations. Le cannibalisme précoce ne touche que les *post-pulli* quelle soit lors origine. Le fait qu'ils soient lavés ou non à l'alcool ne modifie pas la fréquence du cannibalisme à leur encontre (Tableau 56).

	Jp1 lavés	Jp1 non lavés	Chi carré	p
sus/sus	7 (3,5)	8 (4,0)	0,067	> 0,05 ns
sus/fol	15 (7,50)	10 (5,00)	1,00	> 0,05 ns
sus/scl	11 (5,5)	10 (5,0)	0,047	> 0,05 ns
sus/umb	29 (14,5)	24 (12,0)	0,47	> 0,05 ns

Tableau 56 : Effet du lavage des *post-pulli* à l'alcool sur le cannibalisme précoce
Fréquence et entre parenthèses pourcentage de cannibalisme précoce.

Nous regroupons donc tous les résultats obtenus avec des *post-pulli* lavés ou non à l'alcool (Tableau 57).

	n	CP	RT	RP	CE sus	CE autre
sus/sus	20	15 (7,5)	16	4	14 (7,0)	
sus/fol	22	25 (11,36)	17	5	17 (8,50)	5 (2,60)
sus/scl	20	21 (10,5)	17	3	24 (12,0)	7 (3,91)
sus/umb	20	53 (26,5)	6	14	17 (8,50)	3 (2,04)

Tableau 57 : Mise en présence de *post-pulli* et de juvéniles deux
n : nombre de répétitions. Dans chaque boîte de Petri sont dispersés dix juvéniles d'*A. suspicax* et dix *post-pulli* de l'espèce (*sus/sus*) ou d'une autre espèce (*sus/fol; sus/scl; sus/umb*). **CP** : cannibalisme précoce; **RT** : regroupement total; **RP** : regroupement partiel; **CE sus** : cannibalisme aux dépens d'*A. suspicax* après la dispersion des J2; **CE autre** : cannibalisme aux dépens des autres juvéniles.

Les *post-pulli* après la mue se regroupent avec les J2 d'*A. suspicax*. Ce rassemblement est le plus souvent total pour les combinaisons *suspicax/folium/sclopetarius* (Chi carré; sus/sus et sus/fol : Cc = 0,026; ddl = 1; p > 0,05; sus/sus et sus/scl : Cc = 0; ddl = 1; p > 0,05). Il est, au contraire, plus fréquemment partiel (formation de deux ou trois groupes plurispécifiques) entre *suspicax* et *umbraticus* (Chi carré : Cc = 10,10; ddl = 1; 0,01 < p < 0,001).

Les juvéniles deux d'*A. suspicax* mangent indifféremment des Jp1 de leur espèce ou d'une autre. L'attaque d'un Jp1 par un J2 ne se produit que dans deux cas. Au cours d'une rencontre fortuite lors des déplacements précédant le regroupement des J2, ou lorqu'un Jp1 s'agrippe à un fil de cheminement et l'ébranle de ses mouvements. Les vibrations, transmises par le fil, attire un J2 à son contact. Ce dernier, après une inspection du Jp1 à l'aide des pattes antérieures et des palpes, le dévore. Cette période de cannibalisme cesse dès que les Jp1 ont mué. Les rescapés, devenus J2, se joignent au groupe constitué.

Les fréquences de cannibalisme des juvéniles deux d'*A. suspicax* vis à vis des

post-pulli de leur espèce, de ceux d'*A. folium* ou de ceux d'*A. sclopetarius* sont comparables (Chi carré; *sus/sus* et *sus/fol* : Cc = 2,57; p > 0,05; *sus/sus* et *sus/scl* : Cc = 0,76; p > 0,05). En revanche, le nombre de Jp1 d'*A. umbraticus* attaqués est plus important que celui des autres espèces (Chi carré = 23,99; ddl = 1; p < 0,001). Mais, le cannibalisme précoce est plus important lors des confrontations J2/Jp1 que lors de celles des Jp1 entre eux. La différence n'est cependant significative que pour *A. suspicax/A. umbraticus* (Chi carré, ddl = 1; *sus/sus* : Cc = 0,61; p > 0,05; *sus/fol* : Cc = 3,35; p > 0,05; *sus/scl* : Cc = 0,99; p > 0,05; *sus/umb* : Cc = 4,01; 0,05 < p < 0,02; Figure 43). Les Jp1 sont attaqués, que leur poids soit inférieur ou supérieur à celui des J2, sauf dans le cas de la confrontation J2 *suspicax*/Jp1 *suspicax* où seuls les Jp1, dont le poids est inférieur à celui des J2, sont l'objet de cannibalisme (Fischer : J2 *sus*/Jp1 *sus* : A + B = 15; C + D = 5; A = 14; C = 0; p < 0,001; J2 *sus*/Jp1 *fol* : A + B = 13; C + D = 11; A = 10; C = 6; p > 0,05; J2 *sus*/Jp1 *scl* : A + B = 11; C + D = 6; B = 6; D = 2; p > 0,05; J2 *sus*/Jp1 *umb* : A + B = 14; C + D = 4; A = 14; C = 3; p > 0,05).

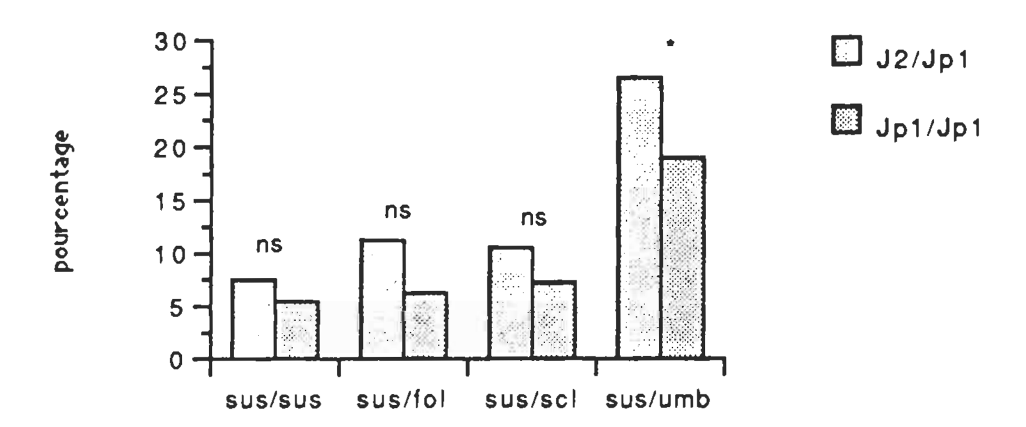


Figure 43 : Pourcentages de cannibalisme précoce des *post-pulli* (Jp1) de différentes espèces par les juvéniles deux (J2) d'*A. suspicax*

J2/Jp1 : des J2 d'*A. suspicax* venant de muer sont mis en présence de Jp1. **Jp1/Jp1** : des Jp1 d'*A. suspicax* sont mis en présence de Jp1 provenant, soit d'un autre cocon conspécifique, soit d'un cocon d'une autre espèce. La différence entre les deux situations n'est significative qu'avec des *post-pulli* d'*A. umbraticus* (*). ns : non significatif au seuil 0,05.

Le cannibalisme observé au cours des trois jours suivant la dispersion se manifeste aux dépens des individus les plus légers de la boîte de Petri. Or, dans cette situation, ce sont presque toujours les J2 d'*A. suspicax* qui sont mangés. Ceci s'explique par le fait qu'étant plus âgés que les individus de l'autre espèce, ils ont perdu plus de poids et ils présentent un poids, au moment de la dispersion, très souvent inférieur à celui des autres J2. Cette perte de poids plus importante explique, aussi, l'augmentation du cannibalisme des J2 d'*A. suspicax* dans cette condition comparée à la précédente (où tous les individus ont le même âge).

Lors de la cohabitation des *post-pulli* et de juvéniles deux, les seconds n'attaquent et ne mangent que les premiers. L'importance des différences morphologiques et comportementales entre ces deux stades facilite leur distinction.

Après la dispersion des J2

Au moment de la dispersion des J2, nous plaçons dans la boîte de Petri dix *post-pulli*. Deux combinaisons seulement ont été testées : J2 *suspicax*/Jp1 *suspicax* et J2 *suspicax*/Jp1 *folium*.

Dans ces cas, certains Jp1 sont dévorés par les J2 et ceux qui échappent au

cannibalisme ne se regroupent pas après leur exuviation.

La fréquence du cannibalisme des Jp1 augmente lorsque le poids des J2 est supérieur à celui des Jp1 (Tableau 58; *sus/sus* : Cc = 8,95; ddl = 1; $0,01 < p < 0,001$; *sus/fol* : Cc = 17,65; ddl = 1; $p < 0,001$). Le cannibalisme entre *A. suspicax* ne diffère pas que ceux-ci soient présents dès la deuxième mue des J2 ou seulement après leur dispersion (Cc = 0,84; ddl = 1; $p > 0,05$). Mais il est supérieur au moment de la deuxième mue dans la condition J2 *sus*/Jp1 *fol* (Cc = 11,29; ddl = 1; $p < 0,001$).

	J2 < Jp1		J2 > Jp1	
	n	C	n	C
sus/sus	53	21 (3,9)	15	16 (10,7)
sus/fol	45	12 (2,7)	9	12 (13,3)

Tableau 58 : Cannibalisme des J2 d'*Araneus suspicax* aux dépens des Jp1, après la dispersion des J2

sus/sus : J2 *Araneus suspicax* et Jp1 *A. suspicax*; **sus/fol** : J2 *Araneus suspicax* et Jp1 *A. folium*; **J2 < Jp1** : le poids des J2 est inférieur à celui des Jp1; **J2 > Jp1** : le poids des J2 est supérieur à celui des Jp1. **n** : effectif; **C** : fréquence du cannibalime et entre parenthèses, pourcentage.

<u>Cette dernière situation est impossible dans les conditions naturelles. Elle met, cependant, en évidence que la prédation des Jp1 par les juvéniles deux augmente lorsque le poids (et la taille) des premiers est inférieur à celui des seconds.</u>

2.4.7.3 - Présence de cadavres de la même espèce

Dix *post-pulli* sont dispersés dans une arène et dix cadavres de *post-pulli* sont regroupés dans le secteur trois de l'arène. Dix individus seuls, dans une autre boîte, sont considérés comme témoin. L'expérience est répétée douze fois.

Avant le rassemblement des individus dans un secteur, certains d'entre eux séjournent quelques temps au niveau des cadavres (vingt neuf individus sur cent vingt). Mais, les *post-pulli* ne se regroupent que deux fois sur douze dans le secteur contenant les cadavres. Aucune prédation des cadavres n'est observée. La comparaison des pourcentages de perte de poids à la dispersion des *post-pulli* en présence de cadavres et de ceux de leurs témoins confirme cette observation. En effet, ces pourcentages ne diffèrent pas d'une situation à l'autre (% médian de perte de poids des animaux expérimentaux = -2,02; ema = 0,64: %; médian de gain de poids des animaux témoins = 2,36; ema = 0,39; MW : n1 = n2 = 12; U = 50,5; $p > 0,05$).

<u>Les *post-pulli* morts ne sont pas attractifs pour les juvéniles deux. La rencontre de juvéniles et de cadavres n'entraîne pas la prédation de ces derniers. Les *post-pulli* ne sont, donc, mangés que s'ils se déplacent et produisent des vibrations.</u>

2.4.7.4 - Conclusion-Discussion

Les juvéniles deux, venant de muer, de deux espèces différentes se regroupent. Ce rassemblement est plus ou moins complet suivant les espèces en présence. Il est généralement total lorsque les espèces réunies sont apparentées comme *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*. Mais, les juvéniles d'*A. suspicax* s'associent de façon moins étroite avec ceux d'une espèce, appartenant à la même famille, mais plus éloignée que les précédentes comme *A. umbraticus*. Il y a donc une gradation dans l'attraction de juvéniles entre eux en fonction de leur origine spécifique. Le rangement des trois premières espèces dans un même genre, différent de celui de la quatrième espèce, trouve là une confirmation comportementale.

Pendant toute la phase de groupement, le cannibalisme est absent. Mais, cette phase

est encadrée par deux manifestations de cannibalisme :

- un cannibalisme précoce qui s'exprime aux dépens des *post-pulli* (Jp1). Ceux-ci présentent des différences importantes avec les juvéniles deux. La reconnaissance des *post-pulli* peut être :

* tactile et dépendre de la structure tégumentaire. En particulier, la surface du tégument est lisse sur le céphalothorax et ornée de spicules sur l'abdomen chez le *post-pullus* alors qu'elle est ornée de structures polygonales sur le céphalothorax et qu'elle est plissée pour l'abdomen chez le J2 (2.2.2 et 2.2.3; figures 15.1 et 18.20 à 18.25). De plus, la pilosité des Jp1 est inexistante alors que celle des J2 est abondante. Ce stimulus tactile est peu spécifique car la structure tégumentaire est très voisine entre espèces appartenant à un même genre (Krafft, 1985).

* chimique; le métabolisme des juvéniles deux est plus actif que celui des *post-pulli* et ses produits certainement différents. Elle pourrait expliquer les différences de prédation suivant l'origine des *post-pulli*. Cependant, son effet, s'il existe, reste limité, car il n'est pas modifié par un lavage des *post-pulli* à l'alcool.

* comportementale; la motricité différente (2.3.2.3) et l'absence de réaction d'immobilisation des Jp1 (2.3.1) sont des initiateurs de l'attaque par les juvéniles deux. D'autant que les *post-pulli* morts ne sont pas mangés et que la réaction d'immobilisation réduit les risques de prédation aux autres stades (Krafft, 1985).

Les premiers J2 mangent leurs congénères qui n'ont pas encore mué. Ce phénomène rappelle, une nouvelle fois, l'importance du synchronisme du développement au cours des premiers stades de la vie des araignées. Ce cannibalisme ne modifie en rien la phase de regroupement qui lui succède.

Les juvéniles deux de *A. suspicax* n'attaquent les *post-pulli* de leur espèce que si ceux-ci ont un poids inférieur au leur. Par contre, cette limite disparaît en présence de *post-pulli* d'une autre espèce, même voisine. Ce cannibalisme, limité pour des espèces voisines (de 5 à 10%), peut devenir plus important avec des espèces plus éloignées (avec *A. umbraticus* : 26%). La limitation du cannibalisme précoce entre congénères de la même espèce ou d'espèce voisine implique l'existence d'un mécanisme de reconnaissance qui reste à découvrir. Ce cannibalisme précoce a été signalé par de nombreux auteurs. Schick (1972) souligne l'importance de cette alimentation des juvéniles, au sein du cocon, à partir de congénères non viables.

- un cannibalisme qui s'exprime après la dispersion des juvéniles. Celui-ci touche toutes les espèces testées, de façon équivalente. Ce sont toujours les individus dont le poids est le plus faible qui sont dévorés par les plus vigoureux.

Ces deux cannibalismes successifs ne constituent pas, dans nos conditions, un apport alimentaire suffisant pour pour permettre le passage au stade suivant. Mais, les individus qui l'ont pratiqué prennent un bon départ pour leur développement (Turnbull, 1973; Blandin et Célerier, 1981).

L'existence d'un cannibalisme avant et après la période de regroupement des juvéniles implique qu'au cours de cette phase existe une tolérance réciproque temporaire. Ces mécanismes de la tolérance réciproque sont comparables, bien que moins efficaces et temporaires, à ceux mis en évidence chez les araignées sociales (Krafft, 1974). Nous confortons ainsi l'hypothèse d'une évolution du solitaire au social, chez les araignées, à partir du développement de la tolérance réciproque préexistante chez les juvéniles des espèces solitaires (Krafft, 1979).

2.4.7 -Conclusion générale

Les *pulli* sont maintenus groupés dans le cocon grace à ses enveloppes soyeuses. En effet, ils sont incapables de déplacements. Les *post-pulli*, bien qu'ils puissent se déplacer et qu'ils possèdent des griffes simples, ne se regroupent qu'en

présence de soie lorsqu'ils sont dispersés. Ils peuvent cependant s'enfouir les uns sous les autres, ce qui constitue une ébauche de comportement grégaire. Seuls les juvéniles deux, dispersés, se regroupent activement en l'absence de soie et recréent un environnement soyeux.

Le rassemblement des J2 est temporaire et tous les individus le constituant sont au même stade de développement. Il n'est pas limitatif, des individus nouveaux peuvent se joindre au groupe et d'autres peuvent en être séparés sans qu'apparaissent de perturbations au sein du groupe. Il se manifeste dès qu'il y a deux individus en présence dans une arène. Sa durée augmente lorsque la température diminue et lorsque les juvéniles disposent simultanément d'oeufs non développés et d'eau. Elle dépend donc du métabolisme des animaux. Cette variation de la durée du groupement constitue une adaptation des animaux aux variations environnementales (développement rapide en conditions favorables (25°C) ou développement plus lent lorsque les animaux peuvent s'alimenter, possibilité d'alimentation qui coïncide avec des périodes climatiques défavorables).

Le regroupement des juvéniles deux est le résultat d'une interattraction entre les congénères. Cette attraction réciproque résulte d'une communication entre les animaux, de l'échanges de deux indices : les vibrations produites par les déplacements des congénères, les pistes de soie déposées par chaque individus lors de ses déplacements (ces fils de soie facilitant la transmission des vibrations). Des facteurs chimiques volatils n'interviennent pas, mais il n'est pas exclu que des facteurs chimiques de contact soient mis en jeu.

La tolérance que traduit l'interattraction n'existe qu'entre les juvéniles deux au début de leur développement. Ainsi, les juvéniles deux capturent des *post-pulli* (Jp1) et les ingèrent. Ce cannibalisme précoce disparaît lorsque tous les individus du groupe sont au même stade de développement. Il souligne l'importance des phénomènes de synchronisation du développement des jeunes au sein d'un cocon, et l'importance de la protection assurée par la barrière soyeuse séparant deux cocons pondus consécutivement et placés côte à côte. La reconnaissance des *post-pulli* par les juvéniles deux n'est pas spécifique; elle doit être liée aux différences tégumentaires et aux différences de motricité existant entre les deux stades.

La dispersion expérimentale des J2 juste après la mue, permet de mettre en évidence l'existence de facteurs attractifs qui orientent les animaux lors du regroupement. Il est alors possible d'apprécier les capacités sensorielles des jeunes araignées. Les facteurs attractifs ne modifient en rien la durée du groupement. Il existe une gradation de l'attractivité de ces facteurs : soie du cocon et de cheminement, présence d'eau absorbable, lumière, oeufs non développés. La prédominance de l'attraction par la soie et par l'eau indique que les juvéniles recherchent à limiter leurs pertes hydriques au cours de cette phase de groupement. La construction d'une retraite commune par les juvéniles dispersés en dehors de tout environnement soyeux est une réponse comportementale pour recréer l'environnement favorable à leur développement. L'attraction des juvéniles deux par des oeufs non développés (objets non mobiles) et l'ingestion de leur contenu impliquent une reconnaissance de ces derniers qui se fait probablement au niveau tactile et peut-être chimique (des *post-pulli* fraîchement tués ne sont ni attractifs ni ingérés). Cette réponse comportementale (avec le cannibalisme précoce) permet de tirer parti de la désynchronisation du développement des individus d'un cocon liée aux variations environnementales.

Ce groupement correspond à la définition du groupement social simple (Leroy, 1987).

Les caractéristiques mises en évidence permettent de discuter les hypothèses avancées pour expliquer cette phase de goupement des jeunes araignées. L'hypothèse du maintien du groupement des jeunes grâce à l'inhibition du comportement prédateur jusqu'à ce que les réserves vitellines soient assimilées (Bristowe, 1939), doit être abandonnée. En effet, ce comportement prédateur peut se manifester juste avant le groupement des juvéniles deux (cannibalisme précoce) et au cours du groupement (oophagie). Le cannibalisme entre juvéniles a même été observé lors de la sortie du cocon chez une espèce sociale de *Théridiidae (Anelosimus eximius;* Brach. 1974). Cependant, la durée du groupement, dans des conditions de température donnée, est augmentée lorsque les

animaux ont ingérés des quantités importantes du vitellus contenu dans les oeufs non développés et qu'ils disposent d'eau. La tolérance peut même s'étendre aux juvéniles trois qui restent groupés avec des juvéniles deux plusieurs jours sans manifester de cannibalisme. Cette durée varie avec l'activité métabolique, en fonction de la température. Elle dépend donc des réserves vitellines disponibles. Mais la dispersion spontanée des juvéniles intervient longtemps avant la déplétion de ces réserves puisqu'ils peuvent survivre de nombreux jours après cette dispersion. Ceci est nécessaire car les juvéniles doivent s'alimenter pour pouvoir poursuivre leur développement et pour se faire, construire un piège (comportements coûteux). Nous pouvons penser qu'il existe une valeur seuil des réserves alimentaires, en-dessous de laquelle les juvéniles se dispersent. La perte de l'autonomie trophique nécessite la recherche d'un site favorable à la construction d'une toile individuelle et une compétition intraspécifique pour l'espace disponible. Dans cette compétition sont favorisés les animaux disposant des réserves les plus importantes. Ce sont, en effet, les juvéniles les plus gros qui capturent leurs congénères. Mais, ce cannibalisme a plus une fonction de limitation du nombre d'individus dans un espace restreint et donc d'assurer l'espace suffisant à la construction d'un piège, qu'une fonction alimentaire. En effet, une densité élevée de proies dans les boîtes limite ce cannibalisme post-dispersion, car elle entraîne une réduction de l'espace défendue par une araignée pour construire sa toile. Ce cannibalisme est rare, aussi, chez les juvéniles n'ayant pas disposé d'une source alimentaire au cours du groupement. Ceux-ci meurent par épuisement de leurs réserves nutritives sans pouvoir construire de toile. De plus, si la tolérance diminue à partir du moment de l'expression du comportement constructeur de toile, elle ne disparaît pas totalement, car nous avons réussi à élever trois araignées jusqu'à l'âge adulte dans la même boîte de Petri. Une persistance de la tolérance, pendant plusieurs stades, a été obtenue, dans de bonnes conditions d'alimentation, chez *Coelotes terrestris* (*Agelenidae*; Horel et col., 1979).

Le comportement constructeur de toile individuelle se manifeste dès le jour de la dispersion spontanée si les juvéniles disposent d'un espace suffisant (séparation dans des boîtes individuelles), ou si dans un espace restreint, il y a présence de proies. Cependant, l'isolement expérimental des juvéniles montre que ce comportement s'exprime d'autant plus tôt que les individus sont séparés précocement. La présence de proies et d'eau absorbable sont deux facteurs favorisant l'expression de ce comportement. Cependant, il existe une période pendant laquelle aucune construction de toile individuelle ne s'observe. Cette période, coïncidant en partie avec la période de groupement, correspondrait à une période de maturation nécessaire à la mise en place des structures nerveuses et des comportements. En effet, dans les cas d'isolement très précoce, les juvéniles construisent des structures rayonnantes sans spirales (pré-toile), qui ne s'observent pas à la suite d'une dispersion spontanée. Elles indiquent une mise en place progressive du comportement constructeur de toile individuelle et, peut-être, pour les araignées isolées, l'émergence de tactiques d'occupation de l'espace différentes de celles des araignées groupées. Aussi, nous émettons l'hypothèse que la période de groupement (les stimulations et les contraintes qu'elle impose aux jeunes araignées) influe sur les caractéristiques de la compétition intra-spécifique (dispersion, occupation de l'espace) des araignées plus âgées.

La phase de groupement des juvéniles deux est donc une phase de maturation au cours de laquelle s'organiserait le système nerveux central, en particulier la formation des zones d'intégration (corps central), permettant la mise en place des mécanismes de coordination nécessaire à la réalisation du comportement constructeur de toile "géométrique". La dispersion spontanée des juvéniles se manifestant quand ces processus de différenciation sont terminés et qu'une valeur seuil des réserves alimentaires est atteinte.

2.5 - Comparaison interspécifique

L'étude détaillée de l'organisation morphologique du second et troisième stades post-embryonnaires des quatre espèces n'a pas été entreprise. En effet, l'observation de ces stades chez *Araneus folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* n'a pas permis de dégager de différences. Cette similitude est confirmée par la comparaison de la description de ces stades chez *Araneus diadematus*, *A. quadratus*, *Argiope bruennichi* et *Zygiella x-notata* (Canard, 1984) et celle que nous avons faite d'*A. suspicax*.

Nous avons privilégié l'étude comportementale au cours de la période du groupement, en confrontant les caractéristiques de ce groupement mise en évidence chez *A. suspicax* à celles des autres espèces.

2.5.1 - Regroupement en l'absence de facteurs attractifs

Chez *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*, comme chez *A. suspicax*, des *post-pulli* dispersés dans une boîte de Petri muent (2M). Les déplacements, qui se font tout d'abord dans le plan horizontal, deviennent tridimensionnels grâce à l'édification d'un réseau de fils de cheminements aériens (EA). Puis, les juvéniles deux se rassemblent (R) dans un secteur de l'arène. Le réseau soyeux est plus important au niveau du groupe. Ce regroupement se prolonge plusieurs jours Enfin, les animaux groupés se dispersent (D).

Le regroupement de dix *post-pulli*, dispersés dans une boîte de Petri, est plus ou moins marqué suivant les espèces (figure 44). Ainsi, chez *A. suspicax*, *A. sclopetarius* et *A. folium*, les J2 présents dans la boîte se rassemblent dans le même secteur, alors que le nombre d'individus groupés dans le même secteur est moins important chez *A. umbraticus* (comparaison de la fréquence cumulée des lots où tous les J2 présents se rassemblent dans le même secteur (T) et des lots où tous les J2 sauf un se regroupent (T-1) à celle des lots T-2, T-3 et T-4; *um/su* : Cc = 9,33; $p < 0,01$; *um/fo* : Cc = 8,71; $p < 0,01$; *um/sc* : Cc = 8,08; $p < 0,01$). Cependant, cette différence est problématique car la dispersion de l'ensemble des individus d'un cocon est toujours suivie d'un regroupement complet chez toutes les espèces étudiées.

Le nombre d'individus dispersés dans une boîte de Petri est sans influence sur leur regroupement chez *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius* (figure 45), la majorité (4/5ème) des individus se rassemble dans le même secteur. Par contre, chez *A. umbraticus*, si dans chaque lot la moitié au moins des individus se regroupe quel que soit le nombre de juvéniles dispersés, la majorité de ceux-ci ne se rassemble que lorsque leur nombre atteint trente individus (figure 45). Ceci explique la divergence observée chez *A. umbraticus* entre les lots à dix *post-pulli* et l'ensemble des individus d'un cocon.

Les durées médianes des principales étapes du développement (passage du stade Jp1 au stade J2 : 2M; construction de fils aériens : EA; regroupement maximum : R; dispersion : D) sont comparables pour les trois espèces *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*, mais elles sont significativement plus courtes que celles d'*A. umbraticus* (figure 46; M-W entre *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* : 2M : $z = 4,54$; $p < 0,001$; R : $z = 3,56$; $p < 0,001$; EA : $z = 2,08$; $p < 0.05$; D : $z = 2,15$; $p < 0,05$).

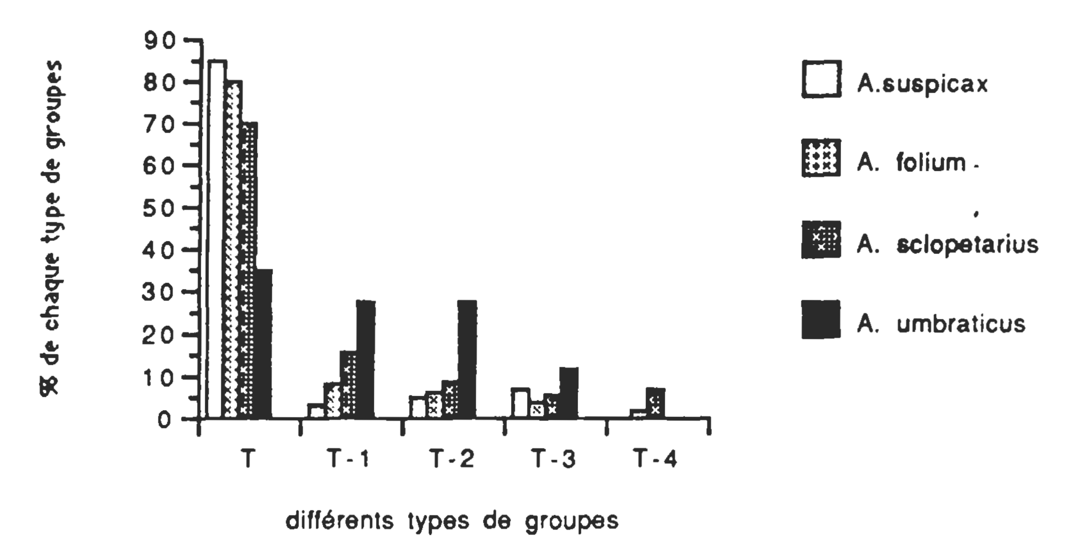


Figure 44 : Répartition des groupes de J2 selon les espèces
Dix *post-pulli* sont dispersés dans une boîte de Petri. Pour *A. suspicax* et *A. folium*, l'expérience est répétée cent fois; pour *A. sclopetarius*, cinquante fois; pour *A. umbraticus*, quarante fois. Du fait du cannibalisme précoce, certains *post-pulli* sont éliminés. Les J2 restant se regroupent : **T**, tous dans le même secteur; **T-1**, tous sauf un; **T-2**, tous sauf deux; **T-3**, tous sauf trois; **T-4**, tous sauf quatre. Le pourcentage de chaque type de groupes est calculé pour chaque espèce.

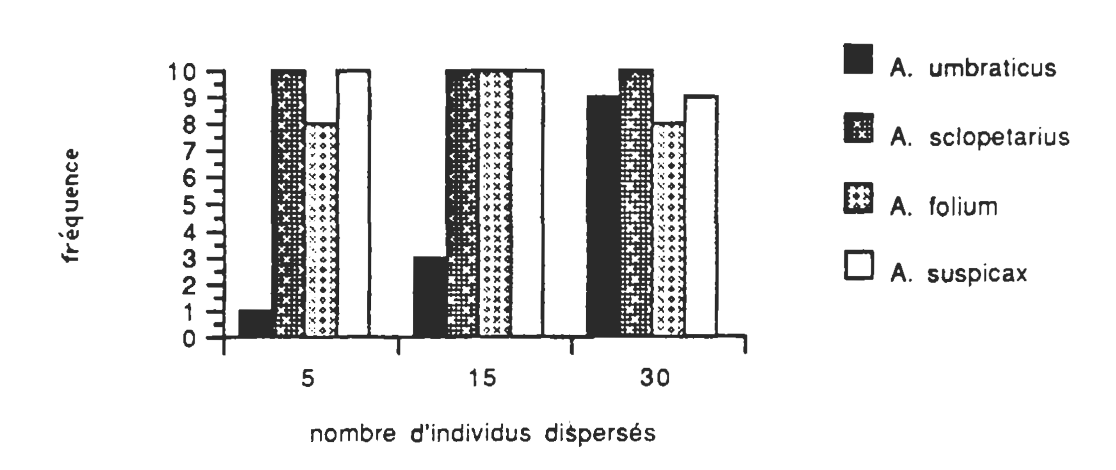


Figure 45 : Importance du regroupement en fonction du nombre d'individus dispersés suivant les espèces
Trois conditions sont réalisées, dix fois chacune, avec les quatre espèces étudiées. Respectivement cinq, quinze et trente post-pulli sont dispersés dans une arène. Pour chaque condition, la fréquence des lots dont 4/5ème, au moins, des individus se regroupent dans le même secteur, est considérée.

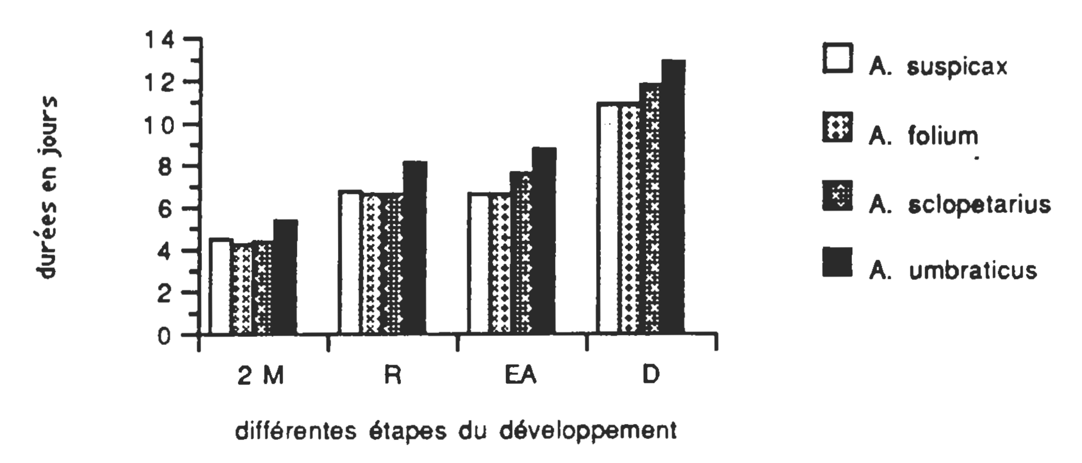


Figure 46 : Durées des différentes étapes du développement de juvéniles de différentes espèces

2M : durée médiane, en jours, séparant l'éclosion du passage au stade J2; **EA** : durée médiane entre l'éclosion et la construction de fils aériens; **R** : durée médiane entre l'éclosion et le regroupement maximum observé dans une arène; **D** : durée médiane entre l'éclosion et la dispersion des J2.

De la même façon, le pourcentage journalier de perte de poids entre l'éclosion et la dispersion [((ΔP/P)/J)x100 où ΔP = différence entre le poids à l'éclosion et le poids à la dispersion; P = poids à l'éclosion; J = nombre de jours entre l'éclosion et la dispersion] est significativement inférieur chez *A. umbraticus* à ceux mesurés chez les trois autres espèces (figure 47; M-W : *um/sc* : $z = 2,14$; $P < 0,05$; *um/fo* : $z = 3,25$; $p < 0,001$; *um/su* : $z = 3,1$; $p < 0,001$). Le métabolisme réduit que traduit le faible pourcentage journalier de perte de poids chez *A. umbraticus* est à relier à l'allongement de la durée des premiers stades comme à celui de la durée des autres stades du développement post-embryonnaire.

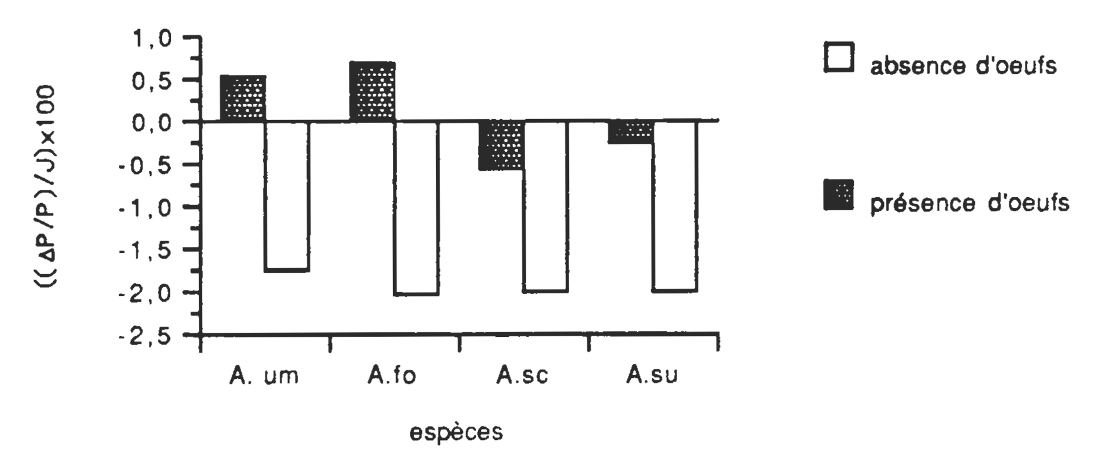


Figure 47 : Pourcentage journalier de perte de poids suivant les espèces, en fonction de l'absence ou de la présence d'oeufs

((ΔP/P)/J)x100 : voir définition dans le texte; **A.su** : *Araneus suspicax*; **A.fo** : *A.folium*; **A.sc** : *A. sclopetarius*; **A. um** : *A. umbraticus*.

Pour toutes les espèces, au moment du passage du stade *post-pullus* au stade J2, se manifeste un cannibalisme précoce des Jp1 par les J2. L'importance de ce cannibalisme dépend de la synchronisation des exuviations. Pour un groupe de dix individus prélevés dans un cocon, les exuviations s'étalent sur deux à trois jours (observation journalière). La durée nécessaire pour que tous les individus d'un groupe muent est plus courte chez

A. suspicax et *A. folium* (espèces méditerranéennes) et le pourcentage de cannibalisme précoce plus faible que chez *A. sclopetarius* et *A.umbraticus* (figure 48; Chi carré, ddl = 1; *su/fo* : Cc = 0,01; ns; *su/sc* : Cc = 43,4; $p < 0{,}001$; *su/um* : Cc = 52,55; $p < 0{,}001$; *fo/sc* : Cc = 38,3; $p < 0{,}001$; *fo/um* : Cc = 47,5; $p < 0{,}001$; *sc/um* : Cc = 2,17; ns). Mais, aucun des individus d'un lot où il y a eut ce type de cannibalisme n'a pu atteindre le poids critique permettant l'exuviation et le passage au stade J3, quelle que soit l'espèce considérée. Ce cannibalisme n'a donc qu'un rôle d'appoint, d'autant qu'il est possible que ce phénomène soit exagéré par les conditions expérimentales. De plus, chez *A. umbraticus*, dans les lots de dix individus, où se manifeste le cannibalisme précoce, les regroupements complets sont plus rares que dans les autres (comparaison des fréquences du rassemblement complet et incomplet entre les lots sans cannibalisme précoce et les autres : Chi carré = 4,1; $p < 0{,}05$). Le cannibalisme précoce contrebalance l'interattraction des J2. Cet effet du cannibalisme s'ajoute, chez *A. umbraticus*, à l'effet du nombre, décrit plus haut.

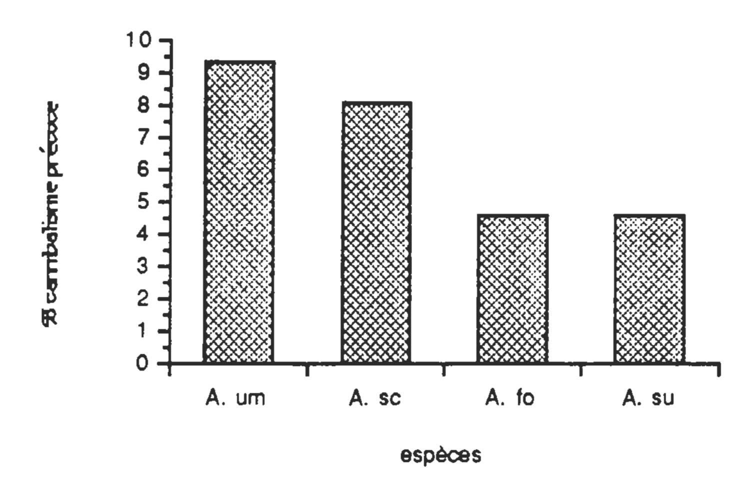


Figure 48 : Pourcentage de cannibalisme précoce suivant les espèces

En conclusion, en l'absence de tout facteur attractif, les juvéniles deux présentent une interattraction quelle que soit l'espèce considérée. Cependant, *Araneus umbraticus* se distingue des autres espèces par des regroupements moins complets. Chez cette espèce, l'interattraction des juvéniles est contrebalancée par l'effet conjoint du cannibalisme précoce et du nombre d'individus dispersés. Par ailleurs, *A. umbraticus* se caractérise par des durées de développement plus longues, un pourcentage journalier de perte de poids plus faible et un cannibalisme précoce plus important que chez *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*, confirmant la séparation de ces espèces en deux genres différents. Mais, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* présentent des convergences au niveau du cannibalisme précoce qui les opposent à *A. suspicax* et *A. folium*. Ce cannibalisme précoce permet aux juvéniles, qui le pratiquent, de mieux résister à des conditions défavorables. Il constitue une adaptation aux conditions environnementales de l'aire de distribution d'*A. sclopetarius* et *A. umbraticus* : les zones tempérées.

2.5.2 - Influence de la température

Chez les quatre espèces étudiées, une augmentation de température se traduit par une diminution de la durée de développement des araignées (figure 49). Elle entraîne aussi une augmentation du pourcentage journalier de perte de poids d'un facteur 1.5 pour *A. sclopetarius* et *A. umbraticus* et d'un facteur 1.7 pour *A. suspicax* et *A. folium* (figure 49).

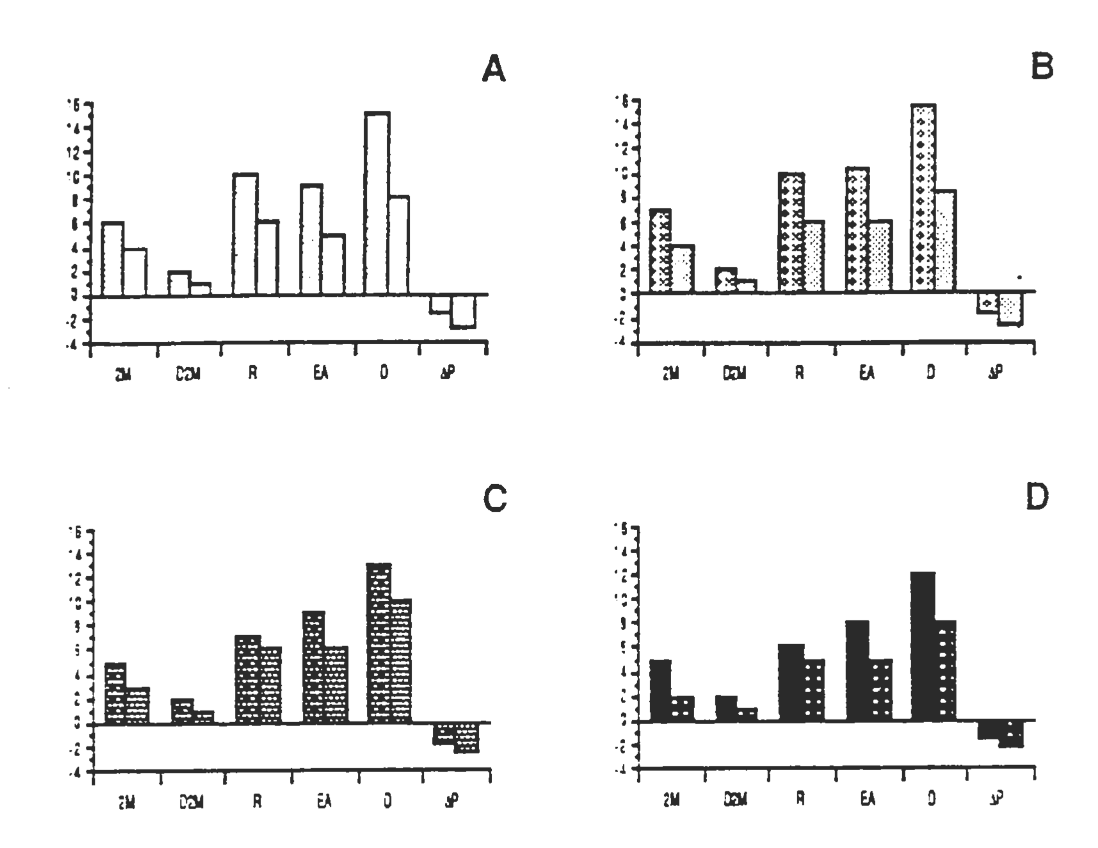


Figure 49 : Caractéristiques du développement à différentes températures
A : *Araneus suspicax*; vingt quatre lots. **B** : *A. folium*; vingt quatre lots. **C** : *A. sclopetarius*; vingt quatre lots. **D** : *A. umbraticus*; cinq lots. Pour chaque graphique, le premier figuré représente les résultats obtenus à 20°C et le second figuré, ceux obtenus à 25°C. **2M** : durée médiane, en jours, séparant l'éclosion du passage au stade J2; **D2M** : durée nécessaire à l'exuviation de tous les individus du groupe; **EA** : durée médiane entre l'éclosion et la construction de fils aériens; **R** : durée médiane entre l'éclosion et le regroupement maximum observé dans une arène: **D** : durée médiane entre l'éclosion et la dispersion des J2; **Δ P** : pourcentage journalier de perte de poids.

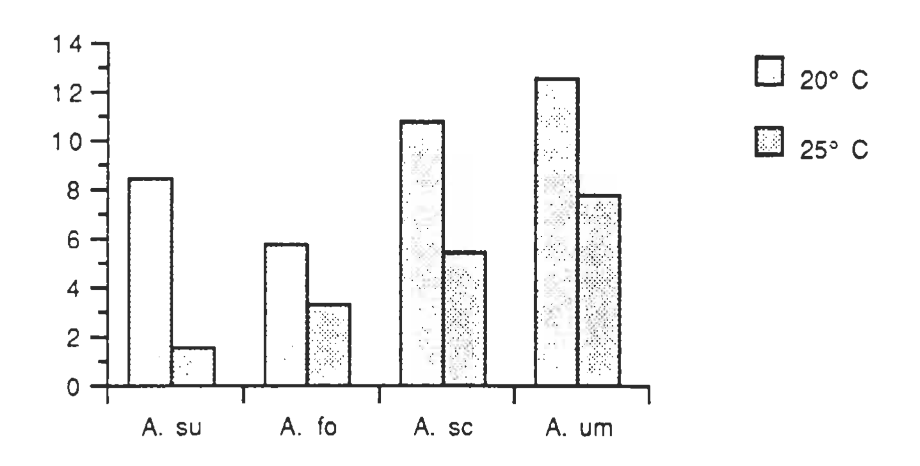


Figure 50 : Cannibalisme précoce en fonction de la température
Les pourcentages de cannibalisme sont calculés pour chaque espèce. **A. su** : vingt quatre lots; **A. fo** : vingt quatre lots; **A. sclop** : vingt quatre lots; **A. umb** : cinq lots.

Une conséquence particulière de la décroissance du métabolisme réside dans l'augmentation de la durée de la période nécessaire pour que tous les individus d'un groupe muent, ce qui accroît les risques de cannibalisme précoce. En effet, les fréquences de cannibalisme précoce à 25°C sont toujours inférieures à celles observées à 20°C (figure 50; Chi carré entre la fréquence de CP à 20°C et à 25°C; ddl = 1; *A. suspicax* : Cc = 10,3; p < 0,001; *A. folium* : Cc = 0,94; ns; *A. sclopetarius* : Cc = 4,01; p < 0,05; *A. umbraticus* : Cc = 0,47; ns).

Une baisse de la température entraîne une réduction du métabolisme. Celle-ci provoque un ralentissement du développement et, en particulier, augmente la désynchronisation des exuviations, amenant la cohabitation des stades Jp1 et J2. Cette dernière augmentent les possibilités de cannibalisme des *post-pulli*. Or, le poids à l'éclosion des araignées d'un cocon présente une variabilité, et les animaux qui muent les premiers sont vraisemblablement les plus vigoureux. Ces mécanismes permettent l'ajustement du développement des araignées aux conditions environnementales, le cannibalisme facilitant la survie des juvéniles les plus robustes au cours des périodes de température défavorable. Au contraire, un développement rapide, lié à des conditions favorables, limite le cannibalisme et permet la dispersion du plus grand nombre possible de juvéniles et favorise la colonisation d'espaces nouveaux.

2.5.3 - Facteurs attractifs

Nous nous sommes limités à l'étude comparative de quelque facteurs attractifs : l'humidité et la présence d'oeufs non développés. Il faut signaler que les juvéniles des quatre espèces étudiées se regroupent toujours dans la soie du cocon ou dans du coton, ainsi que dans les secteurs les plus fortement illuminés lorsque l'éclairement est orienté.

2.5.3.1 - Effet de l'humidité

Des *post-pulli* de chacune des espèces sont dispersés dans les conditions suivantes :
- arène vide, température 20°C et 60% d'humidité relative (figure 51; figuré blanc),
- arène avec du coton imbibé d'eau, température 20°C (figure 51; figuré noir),
- arène vide, température 25°C et 40% d'humidité relative (figure 51; figuré gris clair),
- arène avec du coton imbibé d'eau, température 25°C (figure 51; figuré gris foncé).

Nous retrouvons la réduction de la durée du développement avec l'augmentation de la température. Par contre, la durée du développement n'est pas modifiée par la présence ou l'absence d'eau. Le regroupement des juvéniles se réalise sur le côté de la coupelle humidifiante ou au-dessus. Mais si les animaux sont réunis dans le même secteur, ils ne sont pas en contact étroit comme leurs congénères en atmosphère sèche.

Les animaux en présence d'eau en boivent. Ils perdent alors moins de poids, entre l'éclosion et la dispersion, que les juvéniles en atmosphère sèche, quelle que soit la température (MW : p < 0,05, sauf pour *A. umbraticus* à 20°C). Aucune différence significative ne peut être mise en évidence entre les gains de poids à 20°C ou à 25°C, ni entre les espèces. La prise d'eau varie d'un individu à l'autre au sein d'un même lot disposant d'eau (tableau 60). Le gain de poids de certains individus est suffisant pour permettre leur exuviation et leur passage du stade J2 au stade J3 (figure 51; ΔP et 3M). Ces exuviations restent néanmoins peu nombreuses.

	20°C		25°C	
	SO	AO	SO	AO
A. su	0,45 (0,08)	0,6 (0,11)	0,4 (0,06)	0,6 (0,11)
A. fo	0,4 (0,05)	0,5 (0,11)	0,5 (0,06)	0,7 (0,17)
A. sc	0,45 (0,05)	0,6 (0,12)	0,4 (0,04)	0,6 (0,20)
A. um	0,6 (0,05)	0,6 (0,07)	0,45 (0,04)	0,65 (0,10)

Tableaux 59 : Poids médian individuel des juvéniles deux au moment de la dispersion
SO : absence d'eau; **AO** : présence d'eau. Les poids médians sont exprimés en mg avec leur écart médian absolu entre parenthèses.

Dans les arènes disposant d'eau, des traces de défécation sont visibles sur le sol, une semaine après la dispersion dans la moitié des cas observés, toutes espèces confondues. Dans ces conditions, les juvéniles ont l'abdomen distendu contrairement à celui des juvéniles en atmosphères sèches. Plus de la moitié de ces derniers, à la fin de la semaine suivant la dispersion, sont morts l'abdomen rétracté, alors qu'aucune mortalité n'est observée dans les arènes disposant d'eau. Le cannibalisme est rare en absence d'eau (5 cas sur 36), il est nettement plus fréquent en présence d'eau (22 cas sur 36). Les traces de défécations précèdent, le plus souvent, les manifestations de cannibalisme.

Enfin, dans deux lots disposant d'eau, une araignée a tissé une toile individuelle, en taillant un espace dans l'enchevêtrement des fils de cheminement qui occupent tout l'espace.

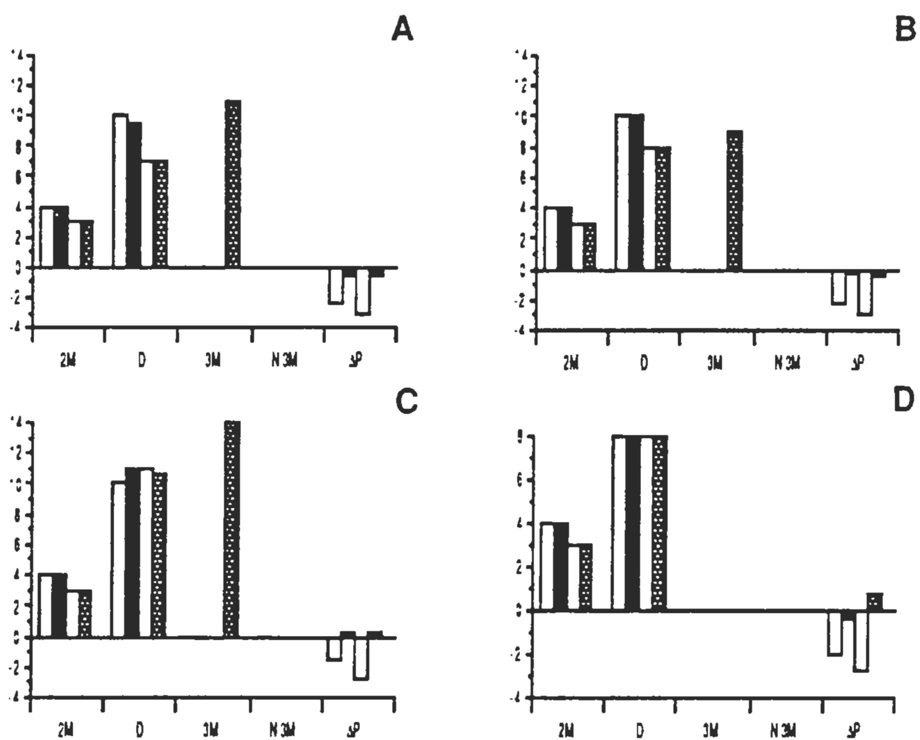


Figure 51 : Effet de l'humidité sur le développement des juvéniles en fonction de la température
A : *Araneus suspicax*, douze lots dans chaque condition; **B** : *A. folium*, onze lots; **C** : *A. sclopetarius*, sept lots; **D** : *A. umbraticus*, six lots. **Température 20°C, absence d'eau** : figuré blanc; **20°C, présence d'eau** : figuré noir; **25°C, absence d'eau** : figuré gris clair; **25°C, présence d'eau** : figuré gris foncé. **2M** : durée médiane, en jours, séparant l'éclosion du passage au stade J2; **D2M** : durée nécessaire à l'exuviation de tous les individus du groupe; **EA** : durée médiane entre l'éclosion et la construction de fils aériens; **R** : durée médiane entre l'éclosion et le regroupement maximum observé dans une arène; **D** : durée médiane entre l'éclosion et la dispersion des J2; **Δ P** : pourcentage journalier de variation de poids.

Les juvéniles deux des quatre espèces étudiées sont donc capables de détecter la présence d'eau et d'en absorber. Chez les *Lycosidae*, les juvéniles se regroupent, à la sortie du cocon, sur l'abdomen de leur mère, mais ils l'abandonnent à plusieurs reprises pour aller boire, sans que l'on ait pu déterminer si ces excursions étaient déterminées par des comportements de la mère ou si les juvéniles percevaient directement la présence d'eau (Eason, 1964; Higashi et Rovner, 1975).

Le regroupement des juvéniles est plus caractéristique (contacts étroits entre individus) en atmosphère sèche qu'en atmosphère humide. L'humidité joue donc un rôle important dans la qualité de l'agrégation des juvéniles. L'intervention de ce facteur environnemental sur le rassemblement des jeunes araignées a été mis en évidence chez des *Argiopidae* comme *Araneus diadematus* (Burch, 1979) et *Argiope aurantia* (Enders, 1972), ainsi que chez les *Lycosidae* (Eason, 1969). Une des fonctions du regroupement est de réduire les pertes d'eau, comme cela a été suggéré, après l'observation des *Lycosidae* (Higashi et Rovner, 1975). L'absorption d'eau permet aux juvéniles de survivre plus longtemps et de passer du stade J2 au stade J3 sans prise de nourriture, supprimant les aléas et les coûts liés à la construction d'un piège et à la prédation.

2.5.3.2 - Présence d'oeufs

En présence de dix oeufs de leur espèce, les juvéniles se regroupent à leur niveau (tableau 60; SŒ) et les mangent. Cet apport alimentaire est important, car il permet de combler le déficit pondéral observé en absence d'oeufs, soit partiellement chez *A. sclopetarius* et *A. suspicax*, soit totalement chez *A. umbraticus* et *A. folium* (tableau 60; ΔP). D'importantes différences individuelles sont constatées au niveau d'un même lot, certains animaux grossissent suffisamment pour muer et passer au stade J3 (tableau 60; N 3M). Cette exuviation peut se produire alors que les juvéniles sont encore groupés. Pour chacune des espèces, le pourcentage journalier de variation de poids d'un lot est en corrélation positive avec le nombre d'individus qui changent de stade. Malgré la prise alimentaire, dans aucun des cas et pour aucune des espèces, des traces de défécation ne sont visibles sur le sol avant le stade J3. Trois ou quatre jours après l'apparition des premiers J3, le cannibalisme devient important et des constructions de toiles individuelles sont observables.

	n	ΔP SŒ	ΔP AŒ	SŒ	N 3M	C ΔP/N3M	C ΔP/SŒ	c N3M/SŒ
A. su	100	-2,22	- 0,25	7,5	0,89 (0,86)	p < 0,001	ns	ns
A. sc	50	-2	- 0,55	10	0,94 (1,09)	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,05
A. fo	100	-1,85	0,69	9	1,84 (1,93)	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,05
A. um	40	-1,66	0,52	6	1,58 (1,39)	p < 0,001	ns	ns

Tableau 60 : Principales caractéristiques du développement en présence d'oeufs
n : nombre de lots de dix post-pulli étudiés; **ΔP SŒ** : pourcentage journalier de perte de poids, de l'éclosion à la dispersion, en l'absence d'oeufs; **ΔP AŒ** : pourcentage journalier de variation de poids, de l'éclosion à la dispersion, en présence d'oeufs; **SŒ** : nombre maximum de J2 observé sur les oeufs; **N3M** : moyenne et écart-type du nombre de J2 passant au stade J3; **C ΔP/N3M** : corrélation (Kendall) entre le pourcentage journalier de variation de poids et le nombre de passages J2/J3 de chaque lot; **C ΔP/SŒ** : corrélation entre le pourcentage journalier de variation de poids et le nombre d'individus regroupés sur les oeufs; **C N3M/SŒ** : corrélation entre le nombre de passages J2/J3 par lot et le nombre d'individus regroupés sur les oeufs.

Les individus venant de muer sont pesés et le poids moyen déterminé pour chaque espèce (tableau 61; Pm). Ainsi, *A. suspicax* et *A. umbraticus* ont des poids post-mue voisins (M-W : n(*su*) = 140; n(*um*) = 43; z = 0,75; ns) qui diffèrent significativement de celui d'*A. sclopetarius* (n(*sc*) = 60; M-W : *su*/*sc* : z = 4,04; p < 0,001; *um*/*sc* : z = 3,86; p

<0,001). *A. folium* présente le poids moyen post-mue le plus faible (M-W : *sc/fo* : n(*fo*) = 56; z = 3,26; p < 0,001). L'interaction entre le cannibalisme précoce (%CP), la consommation des oeufs (estimée à partir du pourcentage journalier de variation de poids, ΔPAŒ) et le poids post-mue moyen (Pm) explique le pourcentage observé des mues (%3M) pour chacune des espèces. Ainsi, *A. folium,* qui est caractérisé par une consommation d'oeufs importante et le poids moyen post-mue le plus faible, a le taux de J3 le plus élevé, malgré un cannibalisme précoce faible. A l'opposé, *A. suspicax*, qui présente les valeurs les plus faibles de cannibalisme précoce, mais la consommation d'oeufs et le poids moyen post-mue les plus importants, a le taux d'exuviation le plus faible. Ces interactions confèrent à chaque espèce, dans une condition donnée, des caractéristiques propres.

L'importance de l'oophagie pour une espèce dépend du nombre d'oeufs non développés et de la synchronisation des éclosions et du développement des juvéniles. Or, nous avons mis en évidence précédemment que le séjour des oeufs à basse température accroît le nombre d'oeufs qui ne se développent pas, fournissant aux survivants un surplus alimentaire leur permettant d'attendre des conditions meilleures. De plus, *A. umbraticus* est l'espèce qui présente le plus faible taux d'éclosion en l'absence de variations de température pendant le développement des oeufs. Elle présente, en outre, le développement le plus lent. Dans un cocon de cette espèce, la probabilité d'avoir simultanément des J2, des juvéniles aux stades antérieurs et des oeufs est donc importante, facilitant l'oophagie et le cannibalisme précoce. Cette tactique d'*A. umbraticus* ne permet le développement que d'un petit nombre d'individus par cocons, mais ces individus disposent ainsi de réserves alimentaires importantes, facilitant leur survie et limitant la compétition intraspécifique pour l'obtention des sites de construction de toile individuelle, les plus favorables. La tactique inverse est utilisée par *A. suspicax*, chez qui le plus grand nombre de juvéniles atteint la période de dispersion. Mais, en contrepartie, ces juvéniles, sous la pression de la compétition interindividuelle, doivent se disperser sur une aire plus large et obtenir leur nourriture en construisant rapidement des toiles individuelles.

	Pm	% CP	ΔP AŒ	% 3M
fo	0,9	4,62	0,90	18,4
um	1,2	9,34	1,52	15,8
sc	1,0	8,11	-0,23	9,4
sus	1,2	4,55	-0,50	4,6

Tableau 61 : Caractéristiques du passage du stade J2 au stade J3
Pm : poids post-mue moyen; **%CP** : pourcentage de cannibalisme précoce; **ΔP AŒ** : pourcentage journalier de variation du poids; **% 3M** : pourcentage de passages au stade J3.

Les juvéniles des différentes espèces ne sont que faiblement attirés par des oeufs spécifiques lavés à l'eau ou l'alcool ou par des oeufs d'araignées, non spécifiques, ou par des oeufs d'insectes (figure 52).

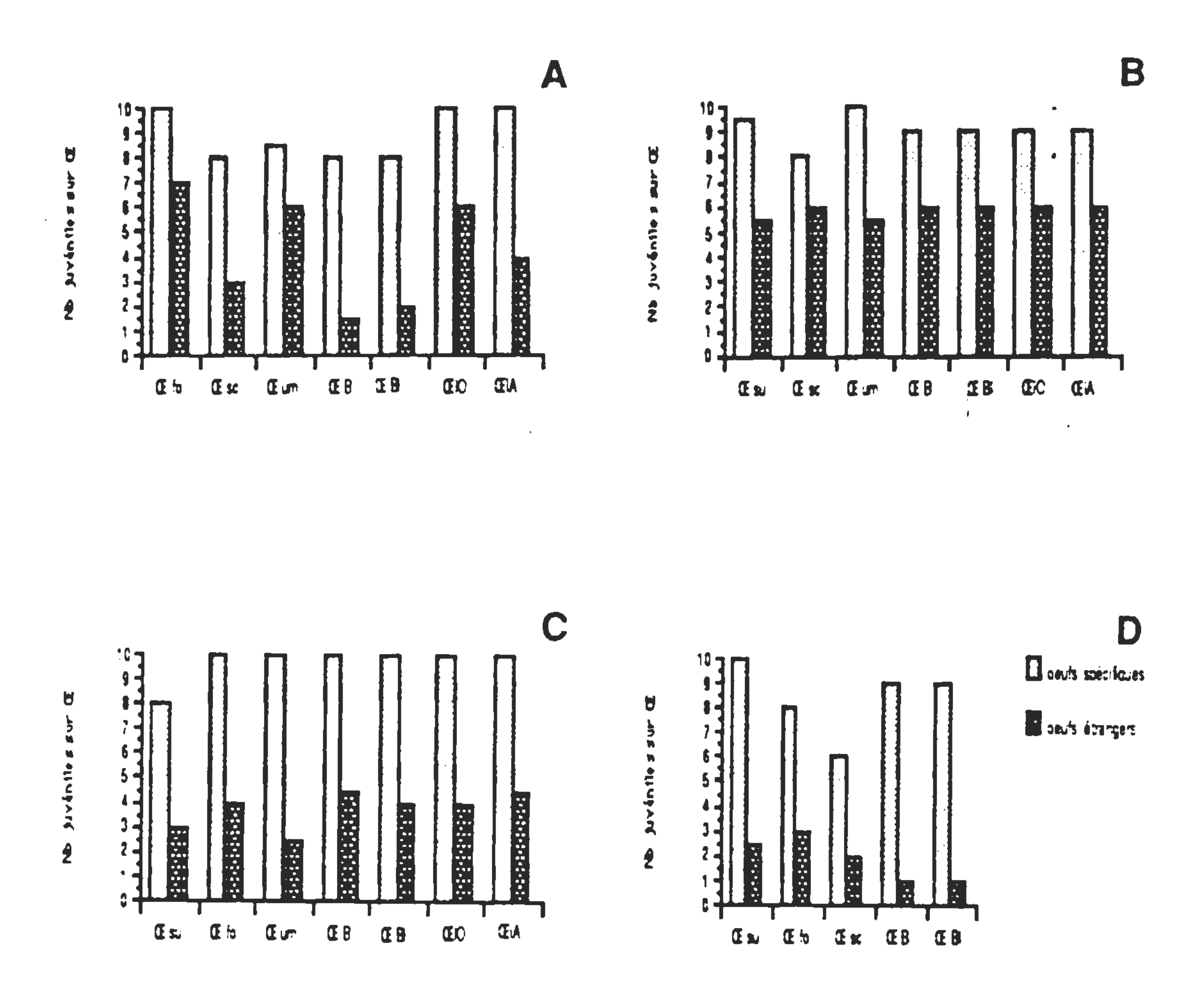


Figure 52 : Nombre de juvéniles deux regroupés sur les oeufs non développés
A : *Araneus suspicax* en présence d'oeufs spécifiques (figuré gris) et d'oeufs d'autres espèces (figuré sombre); B : *A. folium*; C : *A. sclopetarius*; D : *A. umbraticus*. Les oeufs sont : **Œ su**, oeufs de suspicax; **Œ fo**, oeufs de folium; **Œ sc**, oeufs de sclopetarius; **ŒB**, oeufs de *Bombyx mori* non lavés; **ŒBl**, oeufs de *B. mori* lavés à l'eau; **ŒlO**, oeufs spécifiques lavés à l'eau; **ŒlA**, oeufs spécifiques lavés à l'alcool.

A la faible attractivité des oeufs non spécifiques ou des oeufs spécifiques lavés sur les juvéniles, correspond une prise alimentaire nettement inférieure à celle réalisée en présence d'oeufs spécifiques intacts. Cependant, à part les oeufs de *Bombyx mori*, qui ne sont jamais consommés, le contenu des autres oeufs non spécifiques est en partie ingéré car le poids des juvéniles diminue moins qu'en l'absence totale d'oeufs. L'absence de consommation des oeufs de *Bombyx mori* n'est peut-être due qu'à l'épaisseur ou à la résistance plus importante du chorion de ces oeufs. La diminution de la prise alimentaire en présence d'oeufs non spécifiques se traduit par une réduction du nombre de passage du stade J2 au stade J3 (figure 53). Cette réduction est plus importante en présence d'oeufs spécifiques lavés à l'alcool qu'en présence d'oeufs lavés à l'eau. Pour les *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*, la consommation des oeufs d'*A. umbraticus* est toujours la plus faible, bien que le nombre d'individus stationnant sur les oeufs puisse être élevé.

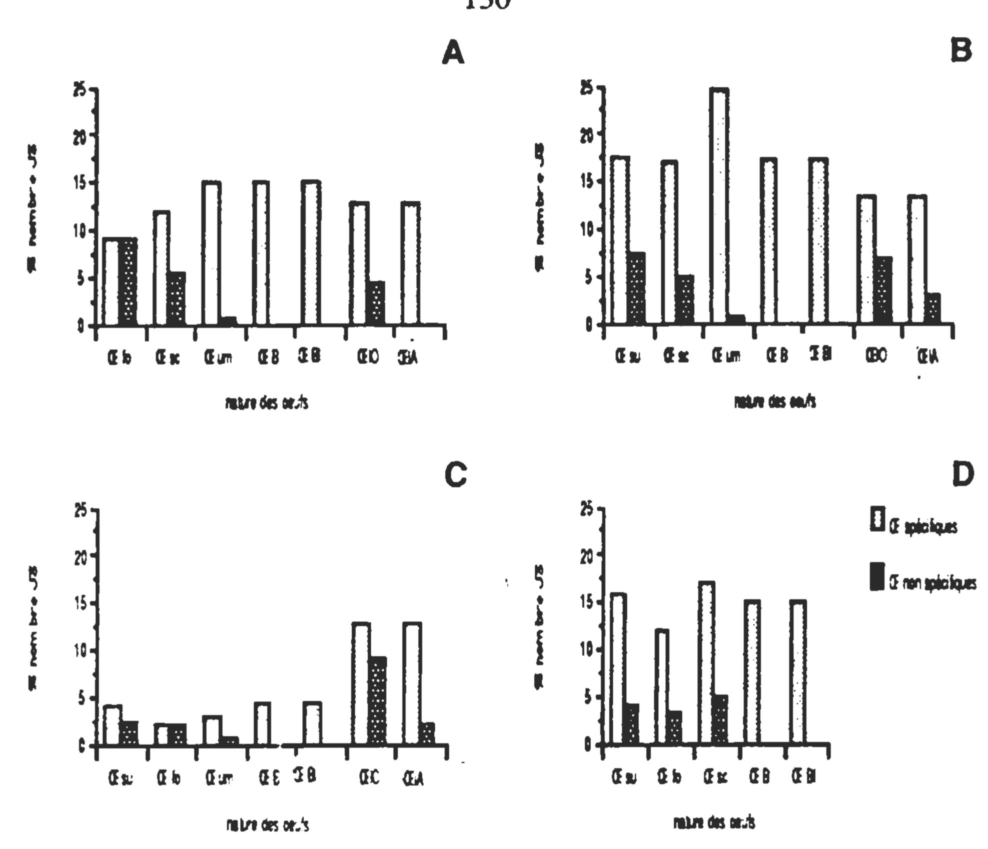


Figure 53 : Pourcentage de juvéniles trois, obtenus après consommation d'oeufs
A : *Araneus suspicax* en présence d'oeufs spécifiques (figuré gris) et d'oeufs d'autres espèces (figuré sombre); B : *A. folium*; C : *A. sclopetarius*; D : *A. umbraticus*. Les oeufs sont : **Œ su**, oeufs de *suspicax*; **Œ fo**, oeufs de *folium*; **Œ sc**, oeufs de *sclopetarius*; **ŒB**, oeufs de *Bombyx mori* non lavés; **ŒBl**, oeufs de *B. mori* lavés à l'eau; **ŒlO**, oeufs spécifiques lavés à l'eau; **ŒlA**, oeufs spécifiques lavés à l'alcool.

Les oeufs spécifiques intacts sont plus attractifs et plus consommés que les oeufs non spécifiques. Ceci confirme la reconnaissance des oeufs spécifiques par les juvéniles. Les oeufs d'espèces du même genre (*A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius*) sont eux-mêmes plus facilement mangés que ceux d'un genre différent de la même famille (*A. umbraticus*). Cette distinction demanderait à être confirmée sur un plus grand nombre d'espèces et de genres. De la même façon, la non consommation d'oeufs d'insectes est-elle le résultat d'une reconnaissance des oeufs ou est-elle due à d'autres caractéristiques de ces oeufs (comme la résistance du chorion, par exemple)? La reconnaissance des oeufs spécifiques (non mobiles) comme source de nourriture est nécessaire, dans la mesure où les araignées sont des prédateurs ne pouvant déceler la présence que de proies mobiles (provoquant des vibrations). Elle implique le contact avec les oeufs car les juvéniles deux après la dispersion mènent une vie aérienne et ne se nourrissent jamais d'oeufs non développés placés au niveau du sol. Les limites de la spécificité et la nature de cette reconnaissance restent à déterminer, elle peut être soit de nature chimique (odeur des oeufs, qualités chimiques de la substance recouvrant la surface du chorion ayant des caractéristiques spécifiques, génériques voire familiale), soit (et/ou) de nature tactile (qualités texturales spécifiques du revêtement du chorion, constitué de sphères de diamètres variables, ayant des caractéristiques spécifiques; Grim et Slobodchikoff, 1982). L'étude combinée de la nature et des qualités chimiques de la substance recouvrant les oeufs, des variations ultrastructurales de cette substance soumise à divers solvants et des réponses comportementales des juvéniles à divers extraits de cette substance et à des oeufs traités par différents solvants, pourrait apporter la solution à ce problème.

2.5.4 - Tolérance

Vingt *post-pulli,* de deux cocons différents de la même espèce, ou de deux espèces différentes, se réunissent un seul groupe lorsqu'ils atteignent le stade J2. Les premiers individus du lot parvenus au stade J2 mangent les *post-pulli* restants (plus de la moitié des individus d'un lot peut être ainsi dévorée). Ce cannibalisme précoce ne se manifeste qu'au cours de la période d'exuviation et cesse dès que tous les *post-pulli* sont devenus des J2. Par contre, des juvéniles deux, au même stade de développement, se rassemblent, sans présenter de cannibalisme. La synchronisation du développement des individus d'un groupe est déterminante. Les *post-pulli* d'origines différentes, bien que pris au même stade de développement, sont moins bien synchronisés que les individus originaires d'un même cocon, ceci explique l'augmentation du cannibalisme observée dans cette situation (55% chez *A. umbraticus*) comparée à celui mis en évidence dans un lot comprenant des individus du même cocon (10% chez *A. umbraticus*). Cependant, bien que dans quelques lots comprenant des *A. umbraticus* et des *A. sclopetarius* le pourcentage de variation journalière du poids soit positif, dans aucun des cas, nous n'avons observé de passage du stade J2 au stade J3, l'apport alimentaire ne permet pas d'atteindre le poids critique nécessaire pour muer. Ce cannibalisme précoce et l'oophagie expliquent les différences de poids importantes entre individus d'un même cocon, pesés au moment de l'essaimage, chez ces deux espèces. *Araneus umbraticus* et, dans une moindre mesure, *A. sclopetarius* présentent des taux de cannibalisme élevés lorsque l'on met en présence des *post-pulli* de la même espèce provenant de cocons distincts (figure 54 A). Les confrontations interspécifiques (figure 54 B, C, D et F) comprenant des *A. suspicax* ou des *A. folium*, mettent en évidence que ce sont les individus de ces deux espèces qui subissent le plus ce type de cannibalisme. Les Jp1 de ces deux espèces pourraient présenter une activité locomotrice plus importante que celle des autres espèces, qui rendrait leur localisation plus facile par les juvéniles deux. Le cannibalisme précoce existe chez toutes les espèces étudiées. Il est plus important, comme l'oophagie, chez les espèces (*A. sclopetarius* et *A. umbraticus*) vivant dans la zone tempérée.

La mise en présence, dans la même arène, de juvéniles deux venant de muer, et de *post-pulli,* de la même espèce ou d'espèces différentes, vérifie que ce sont les *post-pulli* qui sont victimes du cannibalisme précoce. Dans ces conditions, nous confirmons l'importance de ce phénomène chez *A. sclopetarius* et chez *A. umbraticus* (figure 54). Chez cette *A. umbraticus*, la majorité (et quelquefois, la totalité) des *post-pulli* est mangée. Dans ces conditions, les augmentations de poids au moment de la dispersion sont relativement fréquentes, pourtant peu d'exuviations ont lieu (respectivement 3,7%; 3,7%; 3,7% et 5,0% chez *A. suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*).

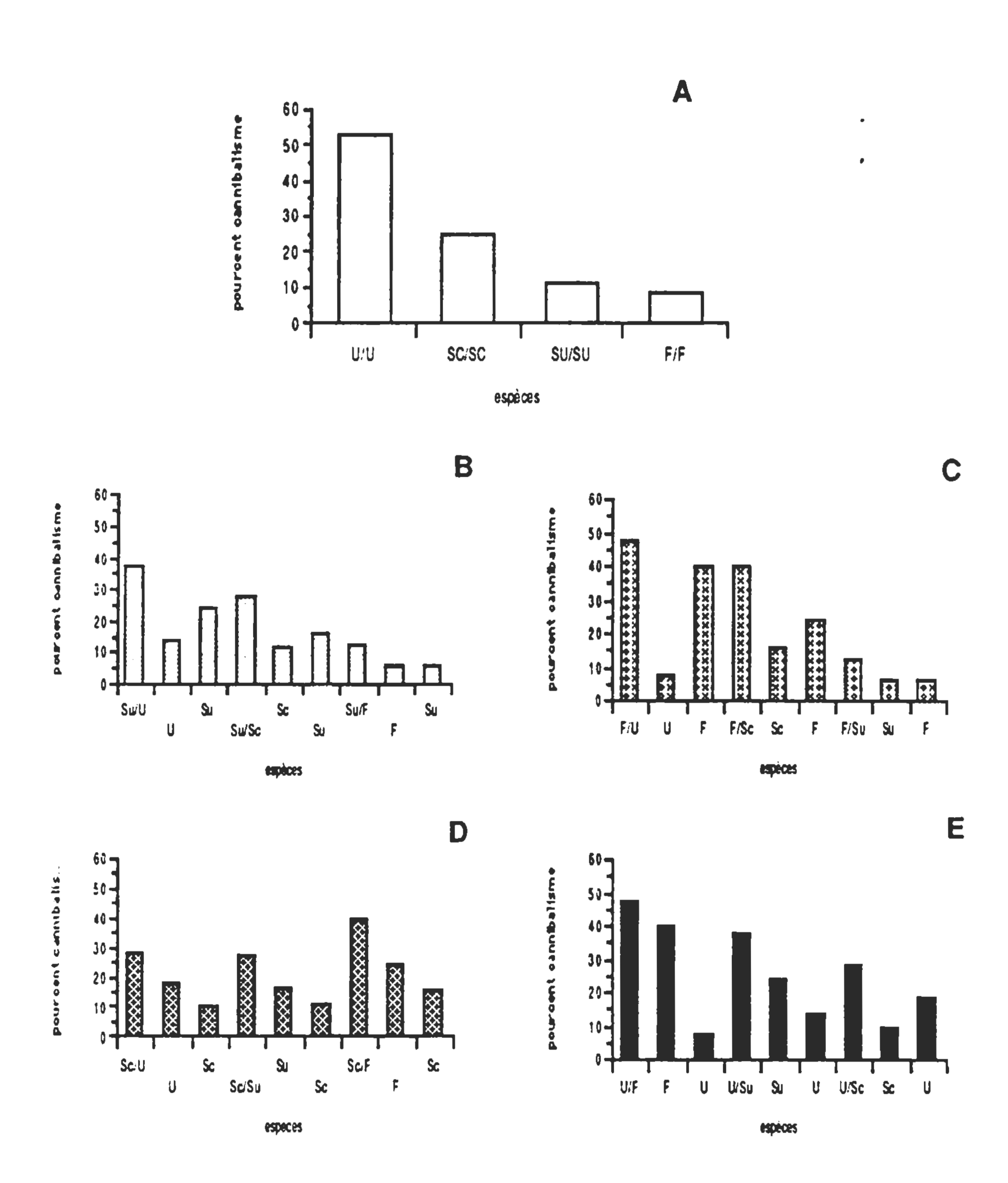


Figure 54 : Cannibalisme précoce entre J2 et J3 d'un même cocon
A : Jp1 d'un même cocon; vingt répétitions pour chaque espèce; **B** : Jp1 d'*A. suspicax* (Su) et Jp1 d'autres espèces; **C** : Jp1 d'*A. folium* (F) et Jp1 d'autres espèces; **D** : Jp1 d'*A. sclopetarius* (Sc) et Jp1 d'autres espèces; **E** : Jp1 d'*A. umbraticus* (U) et Jp1 d'autres espèces. Su/F et Su/sc : n = 18; F/Sc : n = 20; Su/Sc : n = 13; Sc/U : n = 11; F/U : n = 5. Chaque lot est formé de dix *post-pulli* d'une espèce et de dix *post-pulli* d'une autre espèce. Le cannibalisme global d'un lot est donné en premier; par exemple, Su/U : ensemble de tous les individus mangés quelle que soit leur espèce. L'importance du cannibalisme propre à chaque espèce constituant un lot est détaillée ensuite : cannibalisme touchant les Jp1 d'*umbraticus* , U; cannibalisme portant sur les Jp1 de *suspicax* , Su.

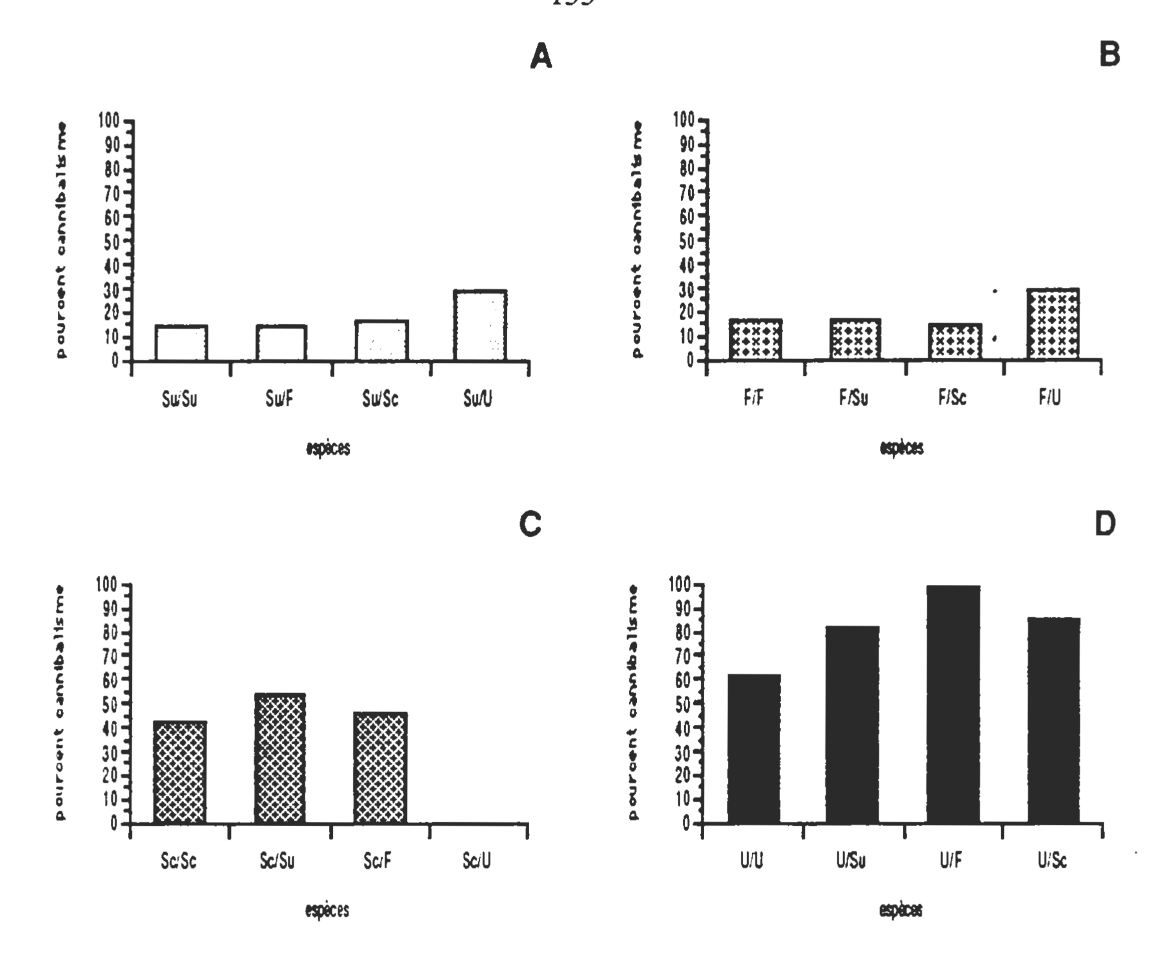


Figure 55 : Cannibalisme précoce entre J2 venant de muer et J2 d'un autre cocon
A : J2 *A. suspicax* (Su) et Jp1 d'autres espèces; **B** : J2 *A. folium* (F) et Jp1 d'autres espèces; **C** : J2 *A. sclopetariu* (Sc) et Jp1 d'autres espèces; **D** : J2 *A. umbraticu* (U) et Jp1 d'autres espèces. Seuls les *post-pulli* sont mangés, et il peuvent l'être tous comme dans la condition U/F. Pour chacune des combinaisons, vingt répétitions ont été réalisées.

Des *post-pulli* associés à des juvéniles deux venant d'essaimer sont mangés lorsque les vibrations produites par leurs déplacements sont transmis par le réseau de fils aériens. Chez *A. suspicax* et *A. folium*, le nombre de *post-pulli* dévoré est toujours limité (A. suspicax : 5,8% avec des Jp1 spécifiques; 11,1% avec des Jp1 de *folium*; A. folium : 6% avec des Jp1 spécifiques; 13,3% avec *suspicax*), alors que *A. umbraticus* et *A. sclopetarius* attaquent et ingèrent la majorité des *post-pulli* (A. umbraticus : 45% des Jp1 *umbraticus*; 47% des *sclopetarius*; 55,6 des *suspicax*; 61,5% des *folium*; A. sclopetarius : 41,5% des Jp1 de *sclopetarius*; 44,9% de *suspicax*; 51,3% de *folium*).

Contrairement aux oeufs et au Jp1 vivants, des cadavres de Jp1 ne sont pas attractifs et ne sont pas dévorés par les juvéniles deux. Le cannibalisme précoce ne s'exprime donc qu'en présence de proies mobiles.

A la suite de la dispersion des juvéniles, dans nos conditions de contraintes spatiales, le cannibalisme peut se manifester à nouveau, cette fois entre juvéniles deux. Lorsque les poids des animaux sont comparables, le cannibalisme est presque totalement absent. Il n'intervient que lorsque certains individus ont gagné du poids pendant la période de groupement (soit du fait du cannibalisme précoce, soit du fait de l'oophagie. soit du fait de l'absorption d'eau) et que plusieurs jours après la dispersion. Ce sont, en effet, les individus les plus lourds (et ceux qui sont passés au stade suivant J3) qui mangent les plus légers. Il faut remarquer que l'exuviation permettant le passage du stade

J2 au stade J3 peut se faire au sein d'un groupe de J2 sans provoquer sa dispersion et que les J3 peuvent rester ainsi groupés avec les J2 deux ou trois jours sans manifester de cannibalisme. Nous pensons que ce cannibalisme post-dispersion doit être extrêmement limité dans les conditions naturelles où chaque individu peut s'éloigner suffisamment de ses congénères. Dans des conditions de contraintes spatiales, il est d'ailleurs possible de le limiter en fournissant aux araignées une nourriture abondante. Nous avons, ainsi, pu élever jusqu'à maturité sexuelle quatre individus dans une boîte de Petri. Une telle limitation du cannibalisme post-dispersion entre congénères d'espèces solitaires a été mise en évidence chez *Stegodyphus lineatus* (Millot et Bourgin., 1942), chez *Coeletes terrestris* (Horel et Roland, 1978), chez *Amaurobius* et chez *Tegenaria* (Mielle, 1978).

La tolérance réciproque est liée à une reconnaissance spécifique des congénères. Cette reconnaissance pourrait, alors, se renforcer tout au long de la période de groupement et limiter par la suite la compétition intra-spécifique et peut-être intra-groupe. En effet, avant le groupement des juvéniles deux, les *post-pulli* peuvent être victimes de cannibalisme précoce. L'importance de ce cannibalisme est liée d'une part, à l'origine des *post-pulli* et des juvéniles, et d'autre part, au synchronisme du développement des individus d'un même cocon. La tolérance est toujours plus marquée entre les individus de la même espèce qu'entre individus d'espèces différentes. La tolérance pourrait diminuer avec le degré de parenté (les espèces d'un même genre apparaîssent plus tolérantes entre elles qu'avec des espèces d'un autre genre appartenant à la même famille. Le niveau de tolérance, lui-même, varie suivant les espèces. Il est inférieur chez les espèces des zones tempérées à celui des espèces des zones méditérranéennes. La tolérance est, aussi, plus ou moins prononcée suivant l'âge des araignées et suivant les conditions du milieu de vie des araignées. Ainsi, la présence simultanée de *post-pulli* et de juvéniles deux au sein d'un même cocon (dépendant des conditions climatiques du milieu) augmente les risques de cannibalisme. La tolérance des juvéniles se modifie avec l'émergence du comportement constructeur de toile. Son intensité (mesurée par l'inverse de la distance séparant les individus) diminue mais elle dépend des conditions du milieu et de la variablité morphologique des individus. L'abondance de nourriture permet le maintien d'un niveau de tolérance élevé, dans des conditions de limitation spatiale, longtemps après la fin de la période de groupement. Une tolérance marquée se manifeste à deux autres moments de la vie de ces araignées : cohabitation de la femelle et du mâle dans la retraite de la femelle et, pour les espèces plaçant leurs cocons dans leur retraite, inhibition du cannibalisme des jeunes par la mère lors de la sortie du cocon et de la retraite de la femelle (ébauche d'un comportement parental ?).

Un équilibre dynamique existe donc entre les besoins des individus à chaque moment de leur développement et les variations de leur milieu de vie. Cet équilibre détermine l'espace nécessaire à la survie des individus par l'intermédiaire du niveau de tolérance réciproque réglant la densité.

2.5.5 - Emergence du comportement constructeur de toile

L'isolement d'un *pullus*, dans une boîte individuelle contenant un cadre en carton, se caractérise par la succession des comportements suivants : le *pullus* reste en place (absence de locomotion), le *post-pullus*, qui lui succède, se déplace faiblement et lorsqu'il n'est pas trop éloigné du bord de la boîte ou d'un carton, il s'enfouit sous le papier recouvrant le fond de la boîte ou sous le carton. La mortalité lors du passage du stade *pullus* au stade *post-pullus* est très faible. Le juvénile deux se déplace sur le fond de la boîte les premiers jours, puis rapidement tisse des fils aériens, généralement dans un coin supérieur du cadre en carton. A partir de là, il pose des fils au travers de l'espace. Pour les espèces réalisant des retraites, il en construit une. De cette retraite, il entrecroise les fils et se tient alors longuement au noeud de cette structure que nous appelons "prétoile". Puis, il peut construire une première toile géométrique à la place de la

"prétoile". La mortalité au cours de ce stade est toujours importante. Elle dépend, en partie, de la présence de proies dans l'arène; le nombre d'individus survivants au stade J3 est presque toujours nul en l'absence de proies avant la construction de la première toile individuelle (*A. suspicax* : avec proies, 80%; sans proies, 0%; *A. folium* : avec proies, 50%; sans proies, 0%; *A. sclopetarius* : avec proies, 75%; sans proies, 0%; *A. umbraticus* : avec proies 55%; sans proies, 10%). Dans les boîtes recevant des drosophiles dès le jour de la séparation, les comportements de tissage s'expriment plus précocement qu'en leur absence (figure 56) et particulièrement, la moitié au moins des araignées tisse une toile individuelle deux ou trois jours avant le moment de dispersion spontanée (environ le quatorzième jour après l'éclosion) des araignées restées dans le cocon. En l'absence de proies, seuls les juvéniles d'*A. suspicax* et *A. folium* tissent leur première toile "géométrique" avant le moment de dispersion de leurs congénères ayant vécu groupés dans le cocon.

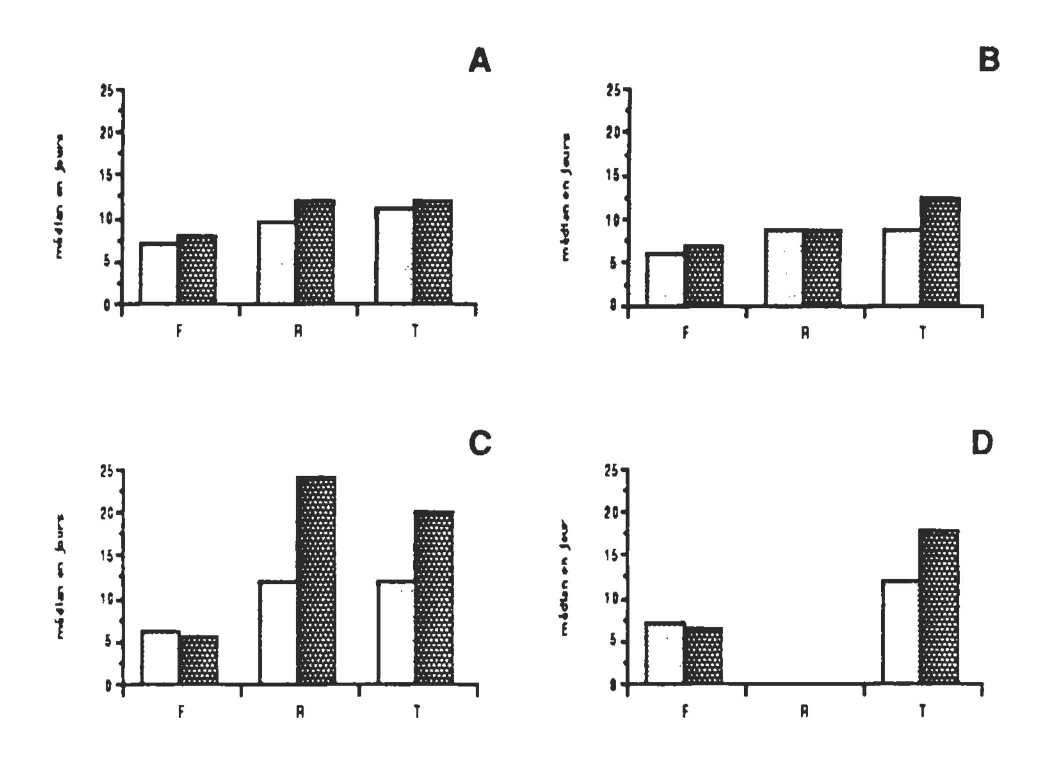


Figure 56 : Moments de construction des fils aériens, des retraites et des toiles "géométriques" chez les araignées isolées dés l'éclosion

A : *Araneus suspicax* ; B : *A. folium*; C : *A. sclopetarius*; D : *A. umbraticus*. F : fils aériens; R : retraite; T : toile individuelle. **Figuré clair** : araignées isolées dés l'éclosion en présence de proies (vingt individus, pour chaque espèce). **Figuré sombre** : araignées isolées en l'absence de proies (vingt individus). Dans ce dernier cas, des proies sont fournies le lendemain de la construction de la première toile "géométrique".

Le tissage de la retraite précède généralement celui de la toile individuelle. Chez *Araneus suspicax* et *A. folium*, un petit nombre de retraites sont construites, au stade J2, au niveau du sol de la boîte (*A. su* : 30%; *A. fo* : 20%), mais la majorité d'entre elles sont situées dans la partie supérieure de la boîte. La position de la retraite d'un individu peut varier d'un stade à l'autre, cependant, les changements sont peu fréquents et le site de départ est souvent conservé (retraites au niveau du sol, au stade J3 : *A. su*, 29%; *A. fo*, 18%; au stade J5 : *A. su*, 34%; *A. fo*, 27%). Les changements, lorsqu'ils ont lieu, interviennent après une exuviation. Chez *Araneus sclopetarius*, la retraite est toujours construite dans les parties supérieures des boîtes. Cette retraite est conservée et agrandie tout au long du développement. *Araneus umbraticus*, ne tisse pas de retraite, mais occupe

des crevasses dans la nature et s'installe dans les interstices entre la boîte et son couvercle pour les juvéniles, puis sous le socle du cadre en carton avec l'accroissement de sa taille. Dans nos conditions, le site de construction, lié à la position de la retraite ou d'une fissure, est stable sur de longues périodes de temps. Chez *Araneus diadematus*, qui se constitue des abris, la stabilité du site de construction des adultes, dans le milieu naturel, est importante (Livecchi et col.,1977). Chez *Argiope aurantia* et *A . trifasciata*, *Argiopidae* sans retraite, Enders (1972) a montré, d'une part que la conservation du site de construction ne dépend pas de la présence de proies, mais que la destruction de la toile et, pour les immatures, que la réduction de la densité de la végétation autour de la toile augmentent la tendance à changer de site. D'autre part, cette tendance au changement est plus marquée chez les jeunes araignées que chez les adultes ainsi qu'après une exuviation. Nous pensons que la construction d'une retraite soyeuse est un important facteur limitant des changements de site de construction.

L'isolement dans une boîte individuelle après l'essaimage, se traduit par la pose immédiate de fils aériens et, quelquefois, par la construction d'une toile individuelle. La construction de cette dernière est toujours plus précoce en présence de proies (30%, au moins, des juvéniles tissent une toile au cours des dix heures suivant leur isolement). Les individus qui construisent le plus rapidement après leur isolement sont toujours les plus gros. Mais dans aucun des cas, il n'a été possible d'observer une organisation des fils aériens en forme de "prétoile", même lorsque le tissage d'une toile ne se fait que plusieurs jours après l'isolement.

Chez toutes les espèces étudiées, une période de maturation est nécessaire avant que les araignées puissent construire une toile individuelle. L'isolement précoce et l'absence de groupement avec les congénères entraînent la construction de structures soyeuses, qui peuvent être considérées comme des ébauches de toiles "géométriques". Nous supposons que les interactions, qui se produisent au sein d'un groupe de juvéniles, permettent la mise en place d'une coordination fine de la motricité nécéssaire à l'expression ultérieure des comportements, parallèlement à la différenciation des structures nerveuses d'intégration. L'absence de période de groupement n'empêche pas l'émergence du comportement constructeur, mais l'araignée pour aboutir à ce résultat doit augmenter son activité locomotrice bien avant de pouvoir retirer le bénéfice éventuel d'une construction. Ces dépenses supplémentaires, dans un milieu peu favorable, explique la mortalité élevée observée chez ces animaux isolés précocement. La période d'agrégation des juvéniles est donc une période de vie sociale permettant la mise au point de comportements complexes de la vie solitaire, au moindre coût et peut être la constitution d'une "image" spécifique.

3. Vie solitaire et comportement constructeur

La rupture que constitue le passage de la vie groupée à la vie solitaire se caractérise par l'émergence d'un comportement complexe nouveau : le comportement constructeur de toile individuelle. Ce comportement est le signe de l'autonomie des jeunes araignées. Il ne s'exprime qu'après la dispersion des juvéniles, il leur permet de délimiter leur territoire, d'assurer leur subsistance et donc de poursuivre leur développement. Nous avons montré, d'une part, que des animaux séparés précocement tissent des toiles individuelles avant leurs congénères groupés, mais qu'une période de maturation est nécessaire ainsi qu'une période pendant laquelle ces animaux ne construisent que des ébauches de toiles individuelles et, d'autre part, que les juvéniles groupés ne construisent que s'ils arrivent à disposer d'un espace suffisant, soit en se dispersant, soit en s'imposant à leurs congénères grâce à leur vigueur. Enfin, ce comportement constructeur se manifeste d'autant plus rapidement que des proies potentielles sont présentes dans son voisinage immédiat.

Nous allons aborder, maintenant, l'étude du comportement constructeur de toile au cours du développement post-embryonnaire et au cours de la vie adulte des araignées.

L'originalité de notre approche tient dans le fait que nous décrirons simultanément le résultat du comportement et ses aspects temporels.

En effet, le comportement constructeur des araignées orbitèles a été abordé, presque uniquement, par l'étude du résultat de ce comportement : la toile, par de nombreux auteurs depuis Fabre (1905; 1923). Différents aspects de cette activité constructrice ont ainsi été étudiés: facteurs régissant le comportement de l'araignée pendant la construction (Wiehle, 1927-1931; Peters, 1932-1954; Tilquin, 1939; 1942; Le Guelte, 1966); l'effet de différentes drogues sur l'organisation de la toile (Witt et col., à partir de 1952); importance de l'expérience ontogénétique (Petrusewiczowa, 1938; Le Guelte, 1966; Peters, 1969; Reed et col., 1970; Witt et col., 1972; Livecchi, 1978; Burch, 1979); les différences interspécifiques (Wiehle, 1927; Witt et col., 1960; Eberhard, 1972; Risch, 1977; Ramousse et col., 1985); les effets de l'environnement (Szlep, 1958; Enders, 1973; Pasquet, 1980); le rôle de la compétition interspécifique (Uetz et col., 1978). Ces études ont permis le développement de techniques de quantification des différents paramètres de la toile "géométrique" (Reed et col., 1965; Le Guelte et col., 1976).

Mais cette approche occulte largement la dimension dynamique de ce comportement constructeur. Cette absence de la dimension temporelle tient aux difficultés d'observation de ce comportement presque exclusivement nocturne. Pendant longtemps seules les observations "de visu" ont pu être utilisées. Peters et Witt (1952) ont tenté, sans succès, de modifier l'organisation temporelle de ce comportement en administrant des substances pharmacologiques aux araignées. Par contre, l'utilisation d'enregistrements cinématographiques ont permis de préciser l'enchaînement des actes moteurs (Jacobi-Kleeman, 1953; Reed, 1967; Le Guelte, 1969a). Ces moyens cinématographiques ne peuvent, cependant, s'appliquer ni à l'enregistrement dans les conditions habituelles d'éclairement de ce comportement, ni à des enregistrements de longues durées. De tels enregistrements ont été réalisés chez *Araneus diadematus* à l'aide d'un actographe à ultrasons (Ramousse et Davis, 1976). Cette technique, délicate à mettre en oeuvre, ne pouvait déceler que la présence ou l'absence d'une activité motrice de l'araignée. Elle a été abandonnée, depuis, au profit de la vidéoscopie en luminosité faible qui permet de visualiser les principales étapes de la construction de la toile : activités motrices de recherche de supports, destruction de l'ancienne toile, construction du cadre et des rayons, pose de la spirale provisoire et pose de la spirale définitive, aménagement de la retraite. Ces composantes temporelles de l'activité de tissage ont été définies et mesurées chez *Araneus diadematus* (Ramousse, 1977; Ramousse et Le Guelte, 1979). Nous avons appliqué cette technique chez *Araneus suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*. Une attention particulière a été accordée à la description des données temporelles qui étaient inconnues jusqu'alors. Nous avons mesuré l'évolution de ces paramètres temporels en fonction de l'état physiologique des araignées (proximité d'une mue, chez la femelle adulte vierge, chez la femelle fécondée avant et après une ponte par exemple). Puis, nous avons comparé les données temporelles et les données spatiales obtenues pour chaque toile à différents stades de développement de ces araignées.

3.1 - Organisation de la toile : rappels

3.1.1 - Les éléments de la toile

Les toiles d'*Araneus suspicax* sont appelées orbiculaires en raison de leur ressemblance avec une roue.

Ce sont des filets aériens à dispostion sub-vertical et de forme sub-circulaire dont la moitié inférieure est la plus allongée (figure 57).

Dans un espace limité par des fils de suspension et des fils de cadre, fixés sur des supports, les rayons, qui y sont attachés, convergent vers le moyeu. Il est formé de quelques spires centrifuges sèches, restes de la spirale provisoire. Une zone vide de spires: la zone libre, sépare le moyeu de la surface captrice, formée de spires et de tours pendulaires centripètes et collants. Cette zone captrice est constituée de modules formés par la jonction entre deux fils de spires avec deux rayons : la maille. Un second espace, libre de spires, sépare le premier tour de la spirale captrice et les fils de cadre.

L'araignée dispose d'une retraite située en dehors de la toile, généralement dans sa partie supérieure. La continuité entre la toile et la retraite est assurée par les fils de suspension et, au moins, un rayon de la toile. De plus, le moyeu est souvent directement relié à la retraite par un fil de cheminement tendu par l'araignée lors de son retour à la retraite après la construction de la toile.

Les caractères structuraux communs aux toiles d'orbitèles ont été inventoriés par Eberhard (1972). Les principaux sont les suivants :

- L'ordre de placement des rayons n'est pas aléatoire, deux rayons successifs sont posés dans les moitiés opposées de la toile en fonction de la tension des fils déjà en place.
- Les rayons n'ont pas tous la même longueur et les plus longs sont séparés par les angles les plus petits. En conséquence, la surface de la toile et le nombre de rayons augmentent de pair, ainsi que le nombre de rayons et le nombre de tours de spires.
- Pour les toiles sub-verticales, l'excentricité du moyeu et le nombre réduit de rayons et de spires dans la moitié supérieure sont liés à la position de la retraite ou de l'abri et à l'effet de la pesanteur.
- L'espacement des spires n'est pas homogène dans toute la toile. Il est réduit sur les rayons les plus courts ou au contraire plus important, suivant les espèces.

3.1.2 - Les phases du comportement constructeur

La construction de la toile des araignées orbitèles est bien connue (Peters, 1937; Tilquin, 1942; Jacobi-Keeman, 1953;Eberhard, 1972) et nous rappelerons seulement brièvement les différentes étapes.

3.1.2.1 - Pose des rayons et fils de cadre

Après avoir tendu un pont soyeux entre deux supports, l'araignée tend un fil partant de ce pont et l'étirant vers le bas. Elle forme ainsi une structure en Y dont l'intersection des branches constitue le moyeu originel de la toile. Elle construit de façon concomitante des rayons et les fils de cadre qui délimitent la toile. Chez *Araneus sericatus*, les attaches de la toile sur le substrat sont formées de huit à dix torons de soie et les fils de cadre de quatre à huit fils (Denny, 1976).

3.1.2.2 - Pose de la spirale provisoire

Lors de la pose d'un rayon (deux fils), l'araignée retourne au moyeu. Elle effectue une rotation autour du moyeu en posant un fil. Le pas de cette spirale centrifuge augmente rapidement quand la pose des rayons est terminée et amène l'animal à la périphérie de la structure réalisée. Cette construction appelée spirale provisoire est un échafaudage qui limite le coût de la construction. Elle est, en effet, détruite par la suite lors de la pose de la spirale définitive.

3.1.2.3 - Pose de la spirale définitive

Arrivée au contact d'un fil de cadre, l'araignée s'immobilise quelques instants, puis elle pose une spirale définitive avec un pas étroit. La soie de cette spirale centripète porte de nombreuses goutellettes de glue. L'araignée se guide avec la spirale provisoire. Au départ, l'espace entre deux rayons étant important, elle remonte le long d'un rayon jusqu'au moment où elle atteint la spirale provisoire à l'aide de laquelle elle franchit l'espace puis redescend le long du rayon suivant pour tirer une nouvelle spire. Lorsque la spirale provisoire la gène dans sa progression, elle la sectionne. Au début de la pose, l'araignée commence par un remplissage de spires pendulaires (tours incomplets), généralement dans la partie inférieure de la toile. Puis, elle termine en réalisant des tours complets.

3.1.3 - Le matériel de construction : la soie.

Ces structures sont faites de soie sécrétée, au niveau des filières (figure 18.18), par six glandes séricigènes abdominales. Parmi elles, les glandes ampullacées synthétiseraient la soie sèche, les glandes agrégées (ou les flagelliformes) la soie adhésive et les glandes piriformes la colle assurant l'adhérence des différents fils (Sekigushi, 1952; Peakall, 1969). Certaines de ces glandes peuvent produire deux sécrétions différentes. Six sécrétions distinctes sont nécessaires à la construction d'une toile, aussi l'origine glandulaire de chacune de ces sécrétions n'est-elle pas parfaitement établie (Kovoor, 1977; Kavanagh et col., 1979).

La soie est une fibroïne : polypeptide à chaîne linéaire. La composition et l'organisation des acides aminés varient suivant les espèces. L'arrangement des chaînes polypeptidiques se présente alternativement sous forme d'une structure cristalline (forme ß) et amorphe. Le même type de structure cristalline est caractéristique de la soie de nombreuses familles de *Lepidoptera* et d'araignées (Warwicker, 1960). Dans ce cas, l'axe des chaînes polypeptidiques est parallèle à celui de la fibre de soie. Les rayons, les fils de cadre et les fils de cheminement des toiles orbitèles ont la même composition en amino-acides que celle de la soie de spirale (Lucas, 1964; Peakall, 1969). Mais, cette dernière présente une proportion plus importante de matériel non-cristallin, ce qui lui confère une extensibilité étonnante (Denny, 1976). Cette extensibilité permet à la toile d'absorber l'énergie de l'impact d'un insecte volant, alors que le maintien de la forme de la toile dépend de la résistance et de l'élasticité des rayons et des fils de cadre (Denny, 1976). Ces derniers, de plus, se contractent fortement lorsqu'ils sont mouillés (super-contraction) ce qui leurs permet de supporter le poids de l'eau qui s'accumule sur la toile (Work, 1981). Enfin, Jackson (1971) décrit deux types de jonctions rayons-spires et Eberhard (1976) démontre que l'absorption de l'énergie de l'impact d'une proie est facilitée par ces jonctions.

Ces qualités font de la soie un matériau de construction économique et résistant pour réaliser des structures modulaires tendues et légères, dans lesquelles la matière se répartit de manière à rendre maximale la résistance tout en minimisant le poids.

3.2 - Matériel et méthodes

3.2.1 - Enregistrement du comportement

Le comportement constructeur de la toile ne se manifeste que pendant une courte période au cours du nycthémère et généralement pendant la phase nocturne. La structure construite est ultra-légère, se modifie à la suite des déplacements de l'araignée et des captures de proies et est détruite chaque jour. Notre volonté de préciser les conditions d'insertion du comportement constructeur dans le temps biologique de l'animal, nous a amené à utiliser simulatnément deux techniques : vidéo et photographique.

L'objectif principal de la vidéo est de conserver sur un support, accessible de façon répétitive, une réplique du phénomène à l'étude, réplique dont on peut modifier la base temporelle : nous utilisons un magnétoscope à prise de vue temporisée (magnétoscope de surveillance) permettant le suivi, en continu durant une semaine, de six araignées et un dépouillement de la bande enregistrée en un temps relativement court (environ trois heures). L'accélération du phénomène le rend plus facilement compréhensible. Les images sont réalisées grace à une caméra mosaïque (Sofretec CF 123 M) munie d'un objectif avec un diaphragme autoréglé sur la luminosité ambiante. Nous pouvons ainsi visualiser les phénomènes se déroulant en lumière très atténuée (l'éclairement nécessaire au cours des périodes sombres est de l'ordre d'un lux ou 0,4 µW/cm2).

Chaque toile construite en enregistrement est photographiée , avant les soins, avec un appareil Nikon sur pellicule Kodak plus X, face à un fond noir avec un éclairage latéral.

Nous disposons ainsi de deux types de documents : un document vidéo rendant accessible les composantes temporelles du comportement et un document photographique rendant possible l'analyse détaillée de la toile, témoin de l'activité comportementale de l'animal. Cependant, l'obtention d'enregistrements sur de longues périodes de temps est affaire de patience. De plus, l'extraction des informations, contenues dans les enregistrements, est un processus long.

3.2.2 - Analyse temporelle du comportement

La fréquence, la durée et les séquences du comportement (déplacements, construction du cadre et des rayons, construction de la spirale provisoire, construction de la spirale définitive, finition du moyeu, temps de séjour au niveau du moyeu et au niveau de la retraite) sont mesurés à l'aide d'une horloge (précision : seconde) incluse dans l'image vidéo. Du fait de l'accélération du temps de visionnement de l'image, la précision des mesures se fait à la minute près.

A partir de ces données sont calculés les paramètres suivants :

- le taux de construction : rapport du nombre de comportements constructeurs observé au nombre de cycles de 24 heures nécessaires pour les obtenir.
- la latence du comportement : temps écoulé, en minutes, entre l'extinction de la lumière et le début du comportement de tissage de chaque toile; la médiane des latences de construction pour chaque animal et l'indice de dispersion : écart médian absolu (moyenne arithmétique des écarts absolus par rapport à la médiane) qui permet d'apprécier la régularité du comportement constructeur.
- l'amplitude du comportement : durée des événements précédant et suivant la construction ainsi que de chaque phase de la construction pour chaque animal, leur médiane et leur écart médian absolu.
- la période ou délai séparant deux constructions successives : temps en minute

séparant les moments (heures locales) de deux constructions successives (les cycles sans construction n'étant pas pris en compte puisque le comportement ne s'est pas exprimé).

- le dénombrement des tours pendulaires au cours d'une construction, ainsi que le sens de rotation au cours de la pose des spirales provisoire et définitive.

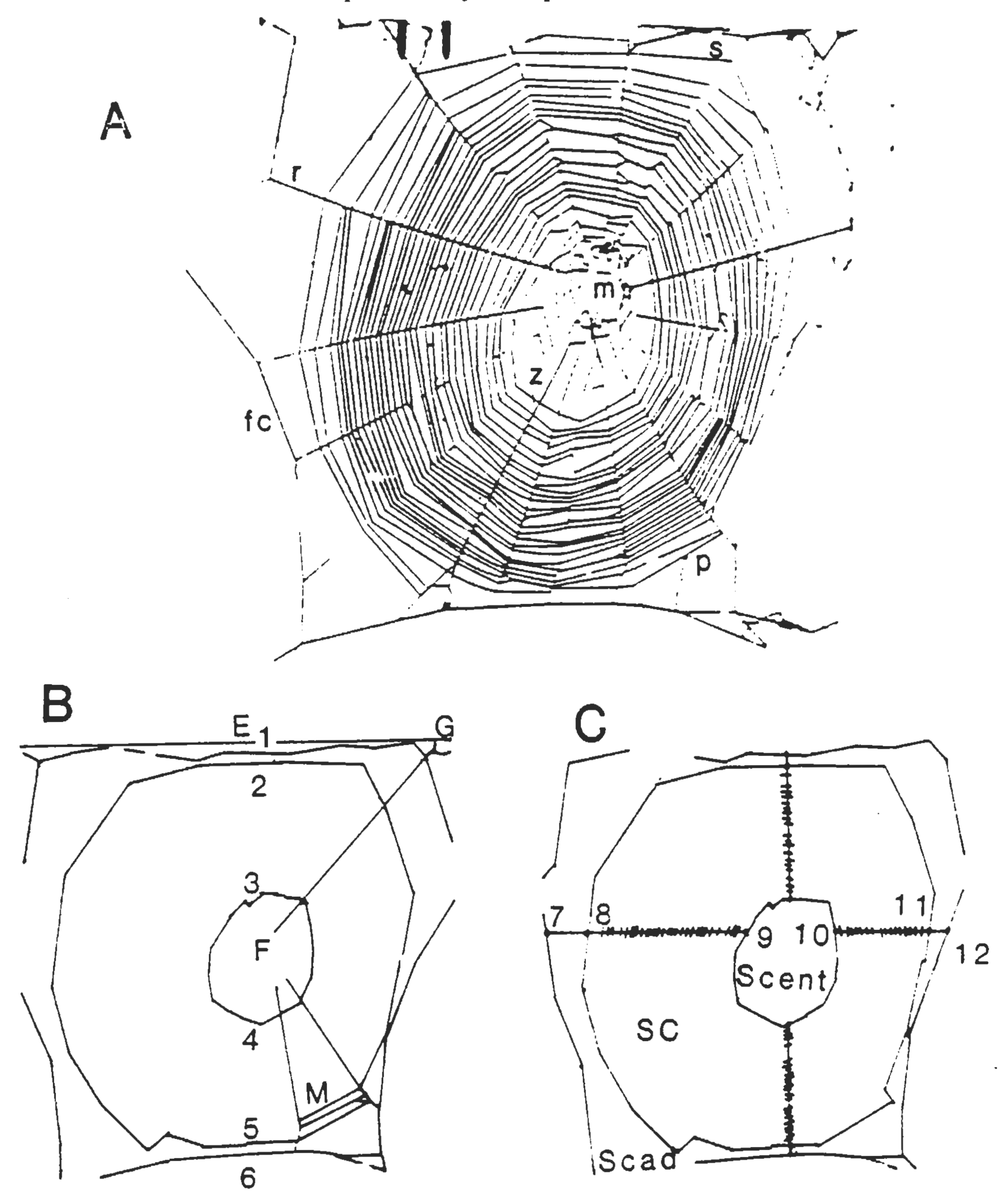


Figure 57 : Toile d'*Araneus suspicax*, paramètres mesurés et calculés
A : toile de femelle adulte. C-D, index de deux centimètres; **fc**, fil de cadre; **r**, rayon; **s**, premier tour de la spirale captrice; **p**, spirale pendulaire; **m**, moyeu de la toile; **z**, zone libre de spires. **B** : paramètres mesurés; E-F, distance support supérieur-centre de la toile; F-G, distance moyeu-retraite; **1**, **2**, **3** : positions du fil de cadre, du premier tour de la spirale captrice, du dernier tour de la spirale captrice sur l'axe Nord; puis, mêmes positions, respectivement sur l'axe Sud **6**, **5**, **4**; sur l'axe Est **7**, **8** et **9**; sur l'axe Ouest **12**, **11** et **10**. **C** : paramètres calculés: **Scent**, surface du moyeu et de la zone libre; **SC**, surface captrice; **Scad**, surface délimitée par le premier tour de spirale et les fils de cadre; **M**, maille délimitée par deux rayons consécutifs et deux tours de spirale consécutifs.

3.2.3 - Analyse spatiale du comportement

Les mesures à réaliser sur une photographie de toile sont manuellement longues à réaliser et entraînent l'apparition d'erreurs que Le Guelte et Ramousse (1976) ont tenté de limiter par la mise au point d'une technique de prise de données semi-automatique. Cependant, avec le développement de la micro-informatique nous sommes revenus à une prise de données manuelle directe sur support magnétique facilitant la manipulation ultérieure des données.

Nous mesurons sur un écran de projection les paramètres suivants (figure 57 B) :
- un index (C-D) disposé dans le plan de la toile lors de la prise de vue. Il sert au calcul du rapport d'agrandissement.
- la distance verticale (en mm) séparant la partie supérieure de la cage, du moyeu de la toile (E-F; Distcadre).
- la distance (en mm) entre la retraite de l'araignée et le centre de la toile (F-G; Retcentre).
- la position relative, sur la moitié supérieure (Nord) de l'axe vertical de la toile, du fil de cadre (1), du premier tour (2) et du dernier tour (3) de la spirale définitive, puis sur la moitié inférieure (Sud; 4, 5, 6). Nous procédons de la même façon sur l'axe horizontal (Ouest et Est; 7, 8, 9, 10, 11, 12; figure 57 B).
- le nombre de rayons dans chacun des quatre secteurs définis par les axes vertical et horizontal.
- le nombre de spires sur les deux moitié de chaque axe. Le secteur Est est toujours celui situé du côté de la retraite.

A partir de ces mesures, différents calculs sont réalisés permettant d'obtenir vingt et un paramètres décrivant les principales caractéristiques d'une toile :
- mesure du nombre d'éléments d'une toile : nombre de rayons (NR), et nombre spires dans les quatre directions (NSN : nombre de spires Nord, NSS, NSE, NSO).
- mesures de taille : surface de la zone captrice comprise entre le premier tour et le dernier tour de la spirale captrice (Sspi); surface du centre : somme de la surface du moyeu et de la zone libre (Scent); surface du cadre : espace délimité par le premier tour de la spirale captrice et les fils de cadre (Scad); surface moyenne d'une maille (M); les longueurs entre le fil de cadre et le moyeu (HN, HS, VE, VO) (figure 57 C).
- mesures de régularité : écartements moyen des spires dans les quatre directions (EN, ES, EE, EO).
- mesures de forme et de position dans l'espace : aplatissement (rapport entre l'axe vertical et l'axe horizontal de la toile); distance cadre supérieur-moyeu (Distcad); distance retraite-moyeu (Retcentre).

A l'issue des deux analyses, chaque toile est définie par vingt quatre paramètres : trois temporels (moment de construction, Mt; durée de pose des rayons, DR; durée de pose de la spirale définitive, DS) et les vingt un caractérisant l'organisation spatiale de la toile. De plus, les caractéristiques du développement de chaque individu est connu (sexe, poids après chaque mue, taille des P1 de l'adulte).

3.2.4 - Analyse statistique

En plus des tests statistiques non paramétriques cités précédemment, nous utiliserons une analyse multifactorielle : l'analyse en composantes principales (ACP).
Elle présente un double intérêt :
- elle permet de condenser l'essentiel des informations apportées par un nombre de

variables interdépendantes, en un nombre plus restreint de variables fondamentales.

- elle permet de fournir, dans certains cas, une interprétation complémentaire des observations initiales. Il est, en effet, possible de superposer la représentation graphique des points variables et celle des points individus dans le premier plan factoriel (axe 1 et 2). Ceci rend plus vivante la visualisation, en suggérant quelles variables sont responsables des proximités.

Comme les dispersions des variables observées sont différentes, nous avons choisi l'analyse en composantes principales normée, qui donne une contribution analogue à chaque variable dans la détermination des proximités (Lebart et col., 1979).

3.2.5 - Protocoles expérimentaux

Nous avons enregistré, à différents moments de leur vie, le comportement constructeur d'araignées des deux sexes et d'araignées élevées dans des conditions différentes (les unes sont suivies depuis l'éclosion au laboratoire; les autres sont récoltées sub-adultes ou adultes dans la nature) :

- au cours des stades précédant la mue imaginale (à partir du stade J5).

Avant le stade J5, la taille des animaux rend l'enregistrement difficile. Sept femelles et dix-neuf mâles ont été enregistrés. La différence entre le nombre de mâles et de femelles s'explique par le fait que le choix des animaux s'effectue en aveugle au début de la période d'enregistrement. D'une part, la détermination du sexe n'est possible qu'au dernier stade post-embryonnaire. D'autre part, il est impossible de prévoir à quel stade la maturité sexuelle sera atteinte. Enfin, nous avons cherché à obtenir toutes les toiles construites par un animal entre chacune des mues de ces différents stades, en particulier, les toiles tissées immédiatement après ou avant chacune des exuviations. Ainsi, le nombre d'individus et de comportements constructeurs enregistrés varient d'un sexe à l'autre, d'un individu à l'autre et d'un stade à l'autre (128 toiles pour les mâles; 63 pour les femelles).

- immédiatement après la mue imaginale : les femelles sont alors vierges.

Six proviennent de la nature. Elles ont été récoltées juste avant leur mue imaginale et mises en élevage. Nous ne connaissons pas le nombre de mues nécessaire à leur développement, ce qui nous a fait préférer des animaux élevés au laboratoire.

Pour les trente cinq autres (élevage), huit ont atteint l'âge adulte à la septième mue (23%), vingt six à la huitième mue (74%) et une seule à la neuvième mue (3%). Ces pourcentages pour chaque stade traduisent la difficulté à prévoir à quel stade un individu est mature sexuellement, mais reflètent fidèlement ceux obtenus lors de l'élevage (figure 4).

- dès la fécondation par un mâle : Neuf femelles recueillies dans la nature ont produit des cocons fertiles mais nous ne connaissons pas la date de la fécondation ni leur âge. Parmi les vingt sept femelles originaires de l'élevage, sept sont matures à la septième mue (26%), dix-neuf à la huitième mue (70%) et une à la neuvième mue (4%).

Nous avons testé d'autre part :

- l'effet de la destruction de la toile juste avant l'extinction chez les femelles adultes (dix vierges et dix fécondées).
- l'effet d'une privation prolongée (dix à quinze jours successifs) de nourriture (dix individus).
- l'effet d'une nourriture abondante : consommation de cinq mouches par jour (dix araignées).
- l'effet de la production des oeufs chez les femelles fécondées et l'effet de la ponte elle-même. Nous avons enregistré vingt-huit périodes comprenant les deux ou trois comportements constructeurs précédant une ponte, tous ceux réalisés entre cette ponte et la ponte suivante et les deux ou trois comportements constructeurs succédant à cette dernière ponte.

- enfin, nous avons tenté de préciser le rôle de la copulation en appariant huit femelles vierges avec des mâles dont les bulbes copulateurs avaient été sectionnés.

Pour chaque individu, nous disposons des données portant sur un minimum de cinq séquences de construction avant et après l'application du facteur testé.

3.3 - Organisation temporelle du comportement constructeur

Cette organisation chez les araignées orbitèles n'est connue que de façon anecdotique, si l'on exclut les descriptions visuelles détaillées de Tilquin (1942) chez *Zygiella x-notata* et les observations vidéoscopiques, plus récentes, d'*Araneus diadematus* et de *Zygiella x-notata* (Ramousse, 1977, 1980, 1982; Livecchi, 1978).

3.3.1 - Organisation séquentielle

Chez les femelles d'*Araneus suspicax* adultes, cinq situations différentes peuvent se présenter au cours d'un cycle de vingt quatre heures :

- l'animal n'a pas de toile à l'extinction
  . il en tisse une nouvelle (situation 1),
  . il n'en construit pas de nouvelle (situation 2).
- l'animal dispose d'une toile au moment de l'extinction,
  . il la détruit et en construit une nouvelle (situation 3),
  . il la détruit sans en reconstruire une nouvelle (situation 4),
  . il la conserve sans modifications (situation 5).

Dans chacune de ces situations, nous pouvons distinguer les phases suivantes (figures 58 et 59).

3.2.1.1 - Phase d'éveil ou d'initiation à l'activité nocturne (Ev)

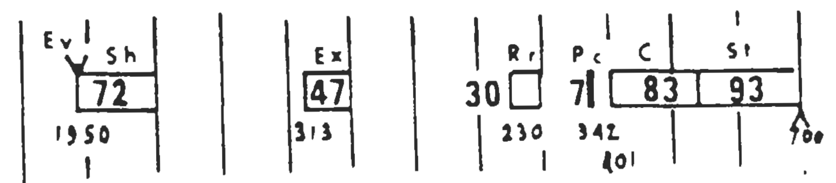
A l'extinction de la lumière (19 heures), l'araignée quitte la retraite qu'elle occupe pendant la journée (19 h 40 ± 66 minutes) et se place soit au centre de sa toile, soit sur un fil, soit à l'entrée de sa retraite où elle reste immobile (12 ± 166 mn). Les moments de sortie de la retraite et la durée médiane de stationnement sur la toile se classent de la façon suivante (figure 58):

- situation 1 : 19 H 50 et 72 mn.
- situation 2 : 20 H00 et 0 mn.
- situation 3 : 19 H 31 et 175 mn.
- situation 4 : 21 H 45 et 36 mn.
- situation 5 : 19 H 19 et 290 mn.

Dans toutes les conditions, les araignées quittent leur retraite à la tombée de la nuit. Celles ayant une toile au début de la nuit (situations 3 et 5) quittent leur retraite plus tôt et restent plus longtemps immobiles (U-test, p = 0,001) que celles n'ayant pas de toile (situations 1 et 2). Les individus de la situation 2 (absence de toile et absence de nouvelle construction) ne font qu'une brève apparition à l'entrée de leur retraite. Les araignées de la situation 4 font exception : elles abandonnent leur retraite plus tard et stationnent moins longtemps sur leur toile que les autres. Ces différences entre les moments de sortie de la retraite et entre les durées de stationnement hors retraite suggèrent que les araignées perçoivent la présence ou l'absence de la toile par la tension différente s'exprimant au niveau du fil avertisseur et/ou par mémorisation de la destruction de la toile. De plus, nous émettons l'hypothèse que la station au centre de la toile traduit la possibilité d'utiliser cette

dernière pour capturer des insectes crépusculaires. Enfin ce stationnement hors retraite (Shr) pourrait favoriser la perception d'indices (présence de proies, conditions atmosphériques...) nécessaires au choix du comportement ultérieur.

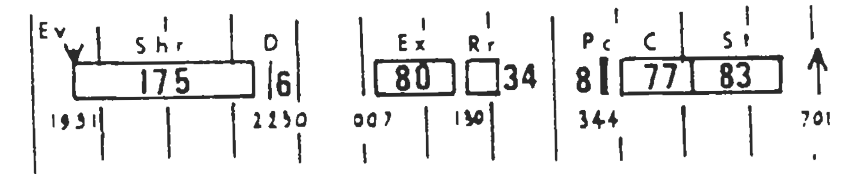
Absence de toile, Construction. N = 31



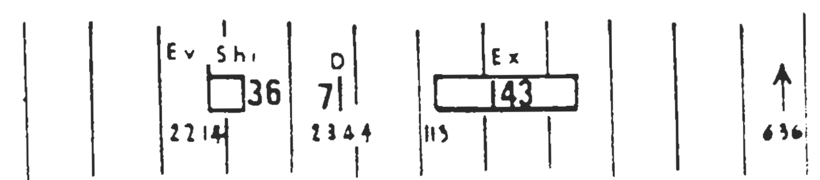
Absence de toile, Non construction. N = 14



Présence toile, destruction, construction. N = 43



Présence de toile, destruction, absence de construction. N = 6



Présence de toile, absence de destruction, absence de construction N = 6

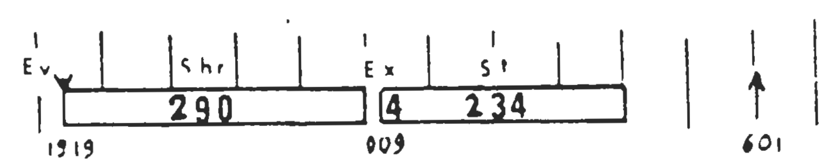


Figure 58 : Organisation temporelle des séquences du comportement constructeur chez *Araneus suspicax* au cours de la scotophase

Cinq situations sont prises en compte. **Absence de toile à l'extinction** : 1, construction d'une toile; 2, absence de nouvelle construction. **Présence d'une toile à l'extinction** : 3, réalisation d'une nouvelle toile ; 4, destruction de l'ancienne sans reconstruction; 5, ni destruction ni reconstruction. Le moment médian du début de chaque séquence est indiqué ainsi que sa durée médiane.
Ev : Initiation de l'activité nocturne; **Shr** : station hors retraite, sur un fil ou au moyeu de la toile; **D** : destruction de la toile; **Ex** : exploration; **Pc** : préconstruction (échafaudage); **Co** : construction; **St** : station au moyeu de la nouvelle toile construite; **Rr** : réfection de la retraite.

3.3.1.2 - Phase d'exploration (Ex)

L'araignée se déplace dans tout l'espace (23 H 50 ± 150 mn) durant 120 ± 80 m. Cette activité est plus fréquente lorsque les araignées ne disposent pas de toile à l'extinction (42/45 cas) que lorsqu'elles en ont une (16/55 cas). Cette exploration est plus courte (47 ± 44 mn) lorsque les animaux construisent que dans le cas contraire (132 ± 108 mn), à l'exception de ceux qui conservent leur toile (4 ± 23 mn).

3.3.1.3 - Phase de destruction (D)

Lorsque l'araignée détruit son ancienne toile avant d'en reconstruire une nouvelle (situation 3; 22 H 48; 145 mn), elle rassemble les rayons et les spires, secteur par secteur, au cours de séquences de courte durée (6 mn ± 4 mn) séparées par des arrêts plus longs (56 ± 43 mn).

La destruction est toujours totale dans la situation 5. Dans les autres conditions, elle peut être incomplète. Le cadre et certains rayons sont, généralement, conservés.

3.3.1.4 - Phase de préconstruction (Pc)

L'araignée pose ou renforce des fils de cadre, quelques rayons et le futur moyeu, au cours de séquences de courtes durées (2 ± 2 mn) entrecoupées d'arrêts (7 ± 6 mn). Cette phase débute (3 H 44 ± 46 mn après l'extinction) dans l'heure qui précède la construction, et le plus souvent ne s'exprime pas lorsque l'araignée conserve une partie importante de sa toile précédente. Sa durée totale est significativement plus faible (2 ± 2mn; situation 3) lorsqu'il y a une toile que lorsqu'il n'y en pas (7 ± 5 mn; situation 1).

3.2.1.5 - Phase de construction (Co)

Elle débute à 4 H 00 ± 63 mn et dure 78 ± 18 mn. Elle se déroule dans un ordre fixe :

- pose concomitante de fils de cadre, des rayons et constitution du moyeu (16 ± 6mn);
- pose de la spirale centrifuge provisoire (3mn ± 24 s). Lorsque tous les rayons sont construits, l'araignée augmente progressivement le pas de la spire du moyeu jusquà ce qu'elle atteigne un fil de cadre;
- une immobilisation (de l'ordre de 30 s) au contact d'un fil de cadre. Cette pause pourrait être liée au changement de soie utilisée (passage de la soie sèche à la soie adhésive) et à la mise en oeuvre de glandes différentes;
- pose de la spirale définitive centripète (61 ± 16 mn). Elle est le résultat de la répétition du même mouvement : passage d'un rayon au suivant avec l'aide de la spirale provisoire et fixation d'un nouveau fil de spirale adhésif. Les premiers tours de spirale sont incomplets. Ces tours pendulaires sont plus nombreux dans la partie inférieure de la toile. La pose de cette spirale se termine à proximité du moyeu, laissant un espace vide de spires. Le sens de rotation au cours de la pose de la spirale captrice est le plus souvent unique et inverse de celui de la pose de la spirale provisoire (78% des cas); il est le même pour les deux spirales dans 5% des cas. Dans les 17% de cas restants, le sens de rotation change au cours de la pose de la spirale définitive.
- et enfin réorganisation du moyeu de la toile (2mn ± 22s). En effet, au centre du moyeu subsiste un amas de fils, provenant du réajustement constant de la tension des rayons en cours de construction. Ces surplus de fils sont découpés et ingérés. L'araignée s'installe au moyeu et généralement se nettoie les pattes, puis reste immobile, les pattes reposant sur des rayons distincts.

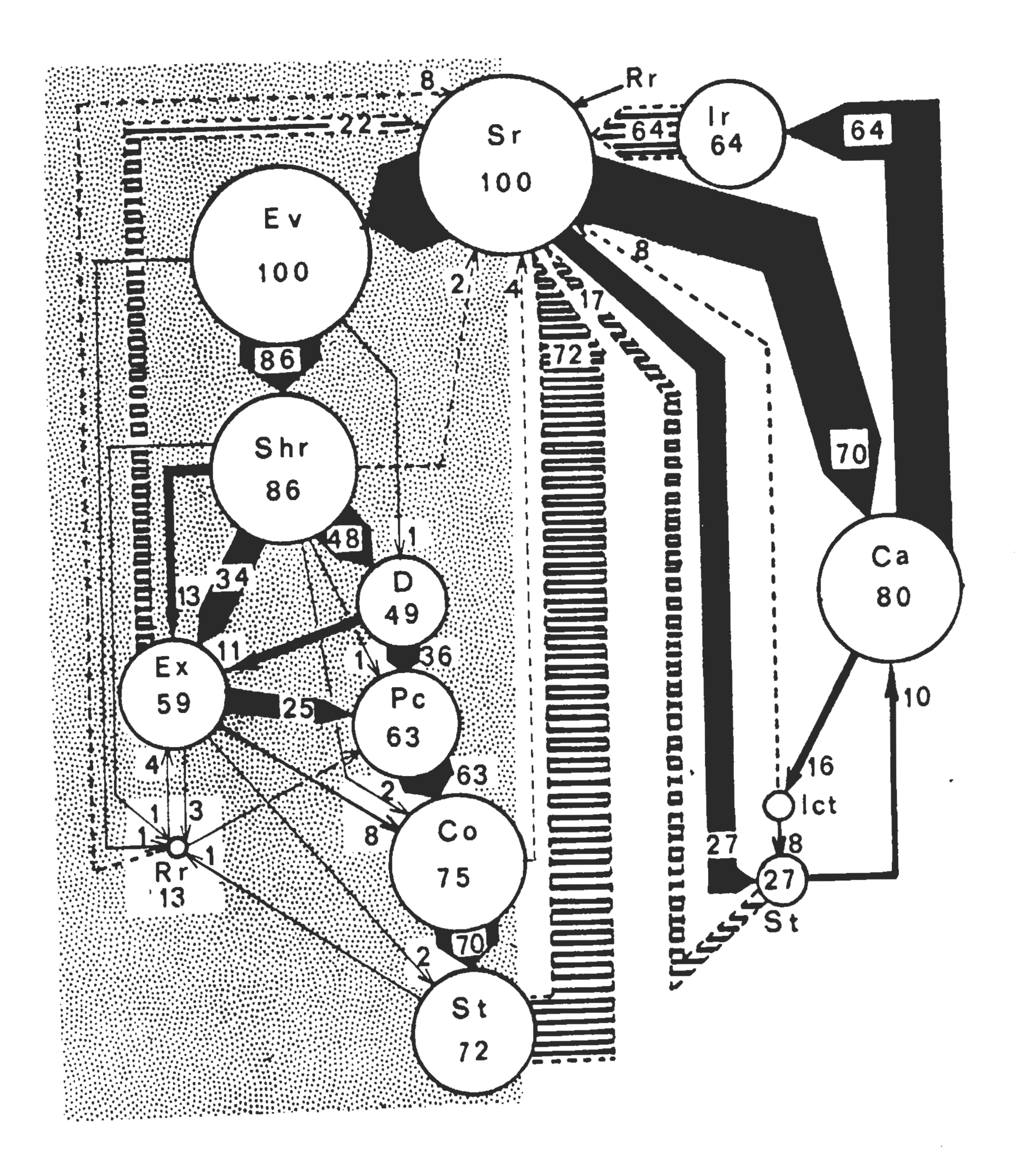


Figure 59 : Organisation séquentielle du comportement constructeur chez ***Araneus suspicax***

Ce graphe est un résumé des cinq situations définies en 3.3.1. **Ev** : Initiation de l'activité nocturne; **Shr** : station hors retraite, sur un fil ou au moyeu de la toile; **D** : destruction de la toile; **Ex** : exploration; **Pc** : préconstruction (échafaudage); **Co** : construction; **St** : station au moyeu de la nouvelle toile construite; **Sr** : station dans la retraite; **Ca** : capture des proies; **Ict** : consommation des proies au moyeu de la toile; **Ir** : consommation des proies après retour à la retraite; **Rr** : réfection de la retraite.

Les valeurs numériques indiquent la fréquence de chacune des séquences du comportement et les flèches la transition d'une séquence à l'autre.

L'épaisseur des flèches est proportionnelle à leur fréquence. Chaque séquence est figurée par un cercle dont le diamètre est proportionnel à sa durée médiane.

3.3.1.6 - Réparation de la retraite (Rr)

Elle n'est qu'occasionnelle. Elle peut avoir lieu à tout moment après la phase d'éveil, mais le plus souvent elle intervient après le retour de l'animal à la retraite (7 H 00 ± 164 mn) et dure 23 ± 15 mn.

3.3.1.7 - Retour à la retraite

Il a lieu, au plus tard, dans les minutes qui suivent l'allumage. Mais les araignées qui n'ont pas construit de toile remontent plus précocement que les autres. Les stations au niveau du moyeu pendant la photophase ne sont fréquentes qu'en présence de mouches dans la cage. Ce stationnement sur la toile au cours de la journée est donc bien lié à une attente active de proies. L'ingestion des proies capturées peut se faire soit au centre de la toile (Ict), soit à l'entrée de la retraite (Ir : 80%).

3.3.2 - Organisation cyclique

Nous prendrons en compte l'ensemble des résultats obtenus chez les femelles et les mâles juvéniles ainsi que chez les femelles adultes vierges et chez les femelles fécondées avant la première ponte. Ainsi, soixante neuf individus différents ont été observés, aux cours des derniers stades du développement post-embryonnaire et à différents états physiologiques. Nous obtenons, de cette façon, un nombre très important de description de comportements constructeurs (mille trois cent quarante deux). Les mâles adultes ne construisent plus de toile "géométrique" après leur mue imaginale.

3.3.2.1 - Fréquence de construction

Le pourcentage de construction (nombre de toiles construites entre deux mues successives, rapporté au nombre de jours séparant ces deux mues) est calculé pour chaque intermue chez dix huit individus de chaque sexe, isolés dès la deuxième mue. Il évolue de façon comparable dans les deux sexes (figure 60).

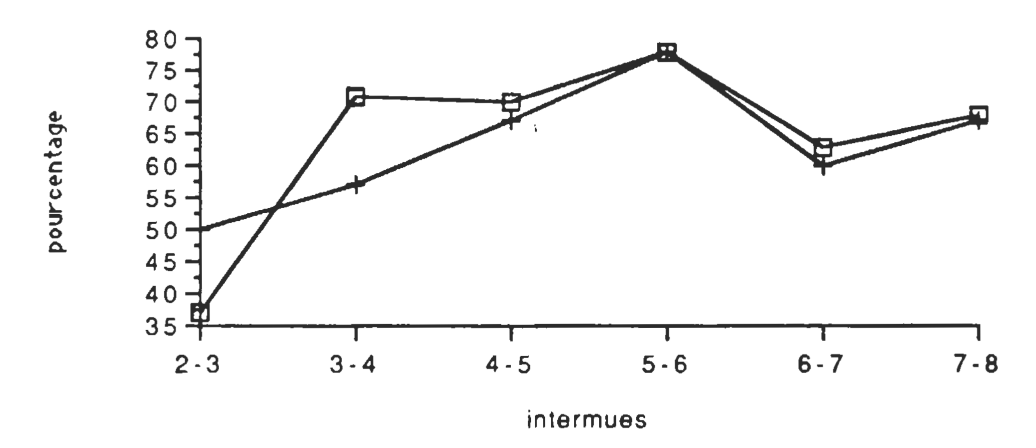


Figure 60 : Pourcentages de construction au cours du développement d'*A. suspicax*
Le pourcentage médian est calculé pour chaque intermue. Femelles : +; Mâles : carrés.

Le pourcentage de construction est minimum au cours de l'intermue 2-3; les araignées ne construisent une toile qu'après une période de maturation. Il augmente au cours des intermues suivantes avant de diminuer lors des deux dernières intermues. Le nombre de toiles construites pendant les intermues est de l'ordre de six, sauf pour la dernière intermue où il augmente significativement pour atteindre huit (ema = 1,8).

Les mues et les pontes sont nocturnes. Le comportement constructeur peut être inhibé les jours précédant ou suivant ces deux phénomènes. Cet arrêt de construction est généralement plus long avant (médiane = un jour) qu'après. Il est cependant plus important avant la mue imaginale (médiane = deux jours). Il explique la diminution observée du pourcentage de construction lors de la dernière intermue, malgré une augmentation du nombre de toiles tissées. Il arrive, rarement, que la nuit même de la mue ou de la ponte, les araignées construisent une toile.

Les femelles adultes vierges ou fécondées (avant la première ponte) tissent une toile chaque nuit, à condition qu'elles soient nourries et qu'il y ait une alternance jour-nuit. En effet, dans tous les cas où l'éclairement a été maintenu, accidentellement, toute la nuit, aucune des araignées n'a construit de toile. En l'absence de proies, la même toile peut être conservée ainsi plus d'une semaine. Par contre, la destruction expérimentale de la toile est un facteur stimulant de construction, même en l'absence de nourriture (voir 3.4.2.2).

Si la majorité des araignées ne tisse qu'une seule toile par nycthémère, quatorze juvéniles et femelles vierges ont construit spontanément, de temps à autre, deux toiles au cours de la même nuit, l'une en début de nuit et l'autre en fin de nuit, environ huit à neuf heures plus tard (figure 61). Ces femelles expriment la majorité de leurs activités constructrices en début de nuit, contrairement aux autres araignées. Nous avons observé ce phénomène dans le milieu naturel, il ne s'agit donc pas d'un artéfact. Il pourrait correspondre à l'existence de deux périodes d'alimentation : une nocturne et une diurne.

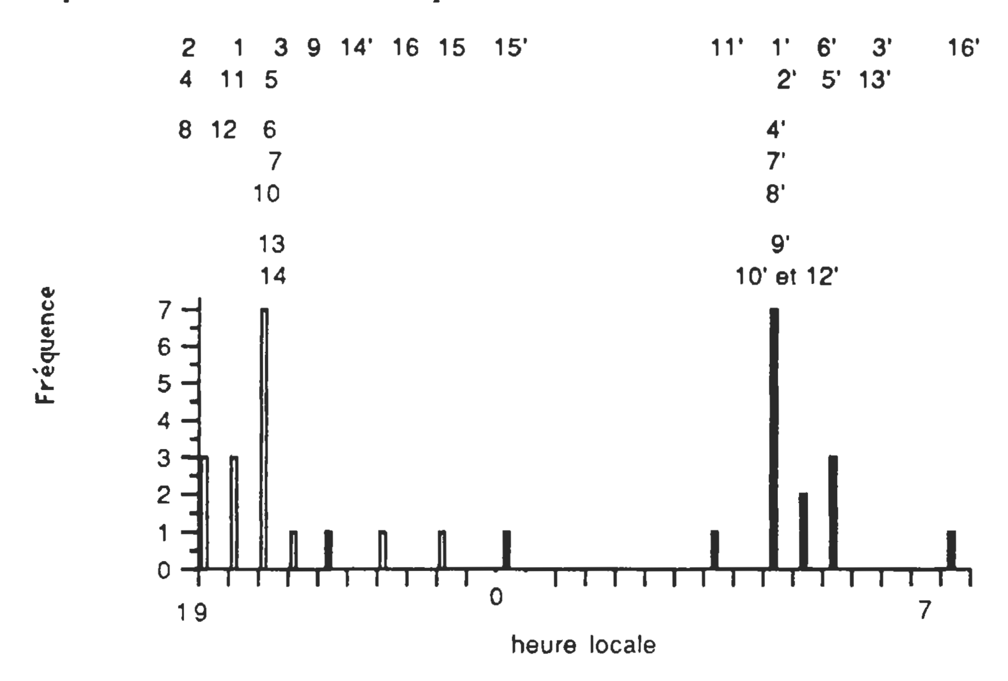


Figure 61 : Répartition des constructions doubles au cours du nycthémère chez *Araneus suspicax*

Premières toiles : en blanc; secondes toiles : en noir. Le numéro d'ordre de chaque première et seconde toile est indiqué en haut du graphique.

Chez *Araneus suspicax* la construction d'une nouvelle toile est liée à l'alternance jour-nuit; mais l'animal est perméable à des variations "imprévisibles" du milieu comme la présence ou l'absence de proies et comme la présence ou l'absence de sa toile à la suite de destruction accidentelle.

3.3.2.2 - Moment d'expression du comportement

Sur l'ensemble des constructions observées dans les conditions standard (mille trois cent quarante deux) : destruction spontanée de la toile par l'araignée, deux mouches fournies par jour, quatre vingt dix pour cent des constructions ont lieu durant la phase sombre (figure 62).

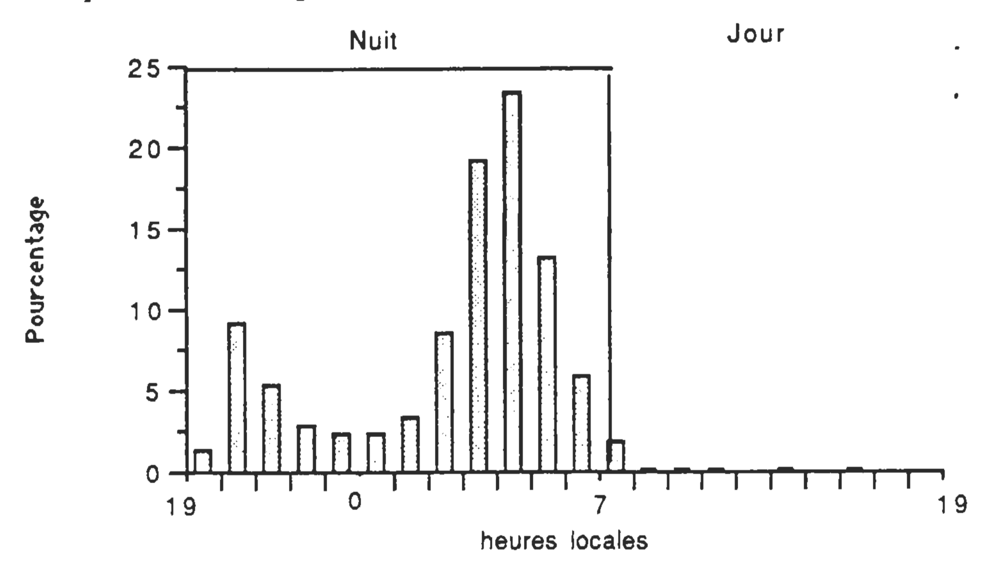


Figure 62 : Distribution horaire des moments de construction de l'ensemble des *Araneus suspicax* étudiées

Dix-neuf animaux (dix-sept femelles et deux mâles) construisent une ou plusieurs toiles diurnes. Il faut noter que dix de ces araignées ont été récoltées sub-adultes dans le milieu naturel et cinq autres ont été élevées en lumière continue avant d'être enregistrées dans les conditions cycliques d'éclairement. En particulier, ces araignées élevées en conditions d'éclairement constant présentent une variabilité du moment de construction de la toile beaucoup plus important que celle des araignées ayant bénéficié de conditions cycliques d'éclairement (conditions constantes : n = 9; variabilité = 200,8 mn; conditions cycliques : n = 30; variabilité = 51,0 mn; Mann Whitney : z = 2,40; p < 0,01). Cette variabilité est la conséquence de la perturbation provoquée par le changement de condition rythmique. Elle manifeste la plasticité des araignées orbitèles quant à l'expression temporelle rythmique de leurs activités.

L'étude de la répartition horaire des constructions de chaque individu permet de distinguer trois catégories d'animaux :

- ceux qui construisent la majorité de leurs toiles au cours des quatre premières heures de la nuit (14 femelles vierges; 14%).
- ceux qui tissent aussi bien en début qu'en fin de nuit (6 femelles vierges; 6%).
- ceux qui construisent la majorité de leurs toiles en fin de nuit (77 araignées; 79%), comprenant tous les sub-adultes (mâles et femelles), toutes les femelles vierges récoltées dans la nature et toutes les femelles fécondées). Le rythme des activités constructrices est de type bimodal avec un pic en début de nuit et un autre en fin de nuit. Le même individu peut construire une toile soit à l'un soit à l'autre de ces deux moments au cours du même nycthémère.

La comparaison des moments médians de construction de deux stades successifs d'un même individu (quel que soit son sexe) fait apparaître que plus le stade considéré est proche du stade adulte, plus le comportement constructeur s'exprime précocement au cours de la période nocturne (Wilcoxon : n = 21; T = 43,5; p < 0,01). Ce phénomène s'inverse après la fécondation. Ainsi, les femelles construisent plus tardivement après l'extinction lorsqu'elles sont fécondées que lorsqu'elles sont vierges (n = 23; vierges = 381 mn après l'extinction; fécondées = 570,5 mn; Wilcoxon : z = 2,12; p < 0,017). Chez

les femelles vierges, le moment de construction est en corrélation négative, d'une part avec le poids des femelles au moment de l'enregistrement (Kendall : n = 37; z = - 3,41; p < 0,001) et, d'autre part, avec le nombre de jours séparant la mue imaginale du moment de l'enregistrement (Kendall : z = -2,83; p < 0,01). Or ces femelles doublent leur poids au cours de la première semaine suivant la mue imaginale, puis ce poids se stabilise jusqu'au moment de l'appariement avec un mâle. A partir de ce moment, le poids augmente de nouveau jusqu'à la ponte. Ainsi, les femelles vierges enregistrées dès la dernière mue ont un poids médian de 166,5 mg, alors qu'une semaine ou plus après la mue imaginale, elles pèsent 304,5 mg. La variabilité de leur moment de construction est supérieure à celle du moment de construction des femelles fécondées (Mann Whitney : z = 1,86; p < 0,05), dont le poids varie fortement d'un jour à l'autre. L'augmentation de poids des animaux n'est donc pas responsable de l'évolution du moment de construction. Cette évolution, par contre, peut-être due aux modifications du métabolisme (et de l'état hormonal) entraînées par la mise en route du processus d'ovogénèse.

La toile qui précède et celle qui suit une mue sont tissées significativement plus tôt au cours de la nuit que les autres toiles de l'intermue (Wilcoxon : n = 19; T = 16; p < 0,005). Dans ce cas, aussi, les variations hormonales pouraient être à l'origine de la précocité des constructions réalisées avant et après la mue.

L'expression temporelle rythmique des activités constructrices dépend des conditions ontogénétique d'éclairement, du stade de développement et de l'état interne des individus.

3.3.2.3 - Durée du comportement constructeur

Au cours du développement

Les activités constructrices n'ont été enregistrées qu'à partir du stade J5 jusqu'à l'âge adulte chez six mâles et cinq femelles.

La durée des différentes phases (pose des rayons : DR; pose de la spirale provisoire: DSP; pose de la spirale captrice ou définitive : DSD) de la construction peut varier fortement d'un jour à l'autre et d'un stade à l'autre pour un même animal. Un exemple de l'évolution de la durée de pose de la spirale captrice est donné figure 63.

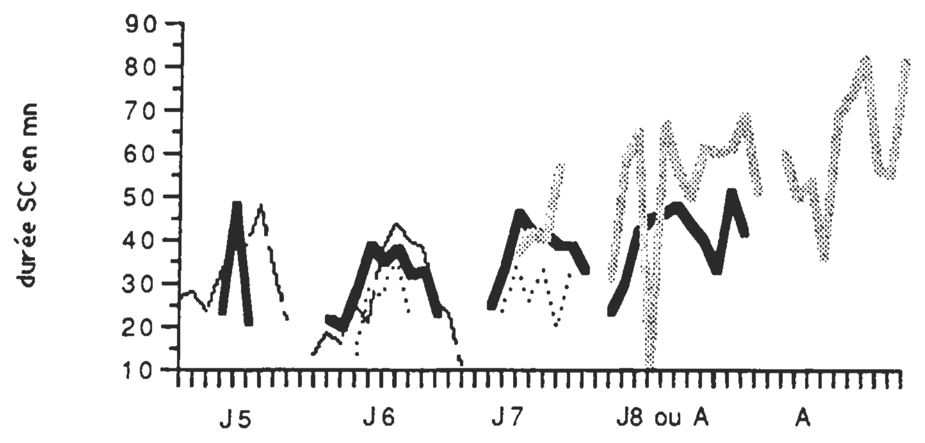


Figure 63 : Durées de pose de la spirale captrice (SC) au cours des derniers stades de développement post-embryonnaire chez *Araneus suspicax*

J5 : stade juvénile cinq; **J6** : stade juvénile six; **J7** : stade juvénile sept; **J8** ou **A** : stade juvénile huit pour certains animaux et stade adulte pour d'autre; **A** : stade adulte. **Traits pleins épais** : femelle mature à la huitième mue; **traits pointillés épais**: femelle mature à la neuvième mue; **tirets** : mâle mature à la septième mue; **pointillés** : mâle mature à la huitième mue.

La durée de pose de la spirale captrice ne diffère pas significativement pour un stade donné suivant le sexe du constructeur, ni d'un stade à l'autre chez les mâles (bien qu'elle augmente). Par contre, cette durée augmente significativement du stade J7 au stade J8 et du stade J8 au stade adulte chez les femelles. Mais, pour les deux sexes, le pourcentage du temps consacré à poser les fils de cadre et les rayons diminue avec l'âge alors que celui dévolu à la pose de la spirale captrice augmente (mâles: DR au stade J5 = 35% et DS = 56%; DR au stade J7 = 25% et DS = 69%; femelles : DR au stade J5 = 29% et DS = 63%; DR au stade adulte = 22% et DS = 73,5%).

Adultes

Les trois durées restent chacune dans le même rapport à la durée totale de construction quel que soit l'état des femelles : 5/24 ème pour la durée de pose des rayons, 1/24 ème pour la pose de la spirale provisoire et 18/24 ème pour la pose de la spirale définitive. Les durées médianes individuelles des trois phases du comportement constructeur sont en corrélation, elles augmentent de pair.

Les durées de construction chez les femelles fécondées sont supérieures à celles des femelles vierges (tableau 62; Mann Whitney : durée rayons (DR) : z = 2,71; p < 0,01; durée spire provisoire (DSP) : z = 3,24; p < 0,001; durée spire définitive (DSD) : z = 3,29; p < 0,001).

	effectif	DR	DSP	DSD
Vierges	40	9 (4,3)	2 (0,46)	40,5 (13,5)
Fécondées	24	13 (3,40)	3 (0,40)	61,5 (13,3

Tableau 62 : Durées médianes des principales phases du comportement constructeur chez les femelles vierges et fécondées d'*Araneus suspicax*.
DR : durée de pose des rayons; **DSP** : durée de pose de la spirale provisoire; **DSD** : durée de pose de la spirale définitive. Entre paraenhèses : écart médian absolu. Les durées sont exprimées en minutes.

Mais, les durées de construction sont caractéristiques d'un individu, car la médiane des durées d'une femelle vierge et celle de la même femelle fécondée sont en corrélation positive (Kendall; DR : z = +3,06; p < 0,0011; DSP : z = + 3,2; p < 0,001; DSD : z = 1,66; p < 0,05). Cette relation est liée à la taille des individus. Ainsi, chez les femelles vierges, comme chez les femelles fécondées, la taille des pattes mesurée chez l'adulte est positivement corrélé avec la durée médiane de pose de la spirale définitive (Kendall; femelles vierges : z = 1,80; p < 0,05; femelles fécondées : z = 1,70; p < 0,05). Cependant, le poids au moment de la construction varie d'un jour à l'autre. Chez les femelles vierges, le poids augmente rapidement au cours des premiers jours suivant la dernière mue, puis se stabilise. Chez ces femelles, comme nous l'avons vu, la prise de poids s'accompagne d'un déplacement du moment de construction en début de nuit. La comparaison des durées de construction des femelles vierges construisant entre l'extinction et le milieu de la nuit (les plus lourdes) avec celles des femelles vierges construisant en fin de nuit (les plus légères) fait apparaître une différence significative (Durée médiane début de nuit = 25 (9,46) mn; durée médiane fin de nuit = 41 (8,79) mn; Mann Whitney : z = 2,24; p < 0,012). Chez les femelles fécondées, leur durée de tissage, ainsi que leur poids (accroissement journalier médian de 11%), entre deux pontes, augmentent jusqu'aux deux constructions précédant la ponte, mais sans déplacement du moment de construction.

Il existe donc une relation entre la taille des animaux et la durée des constructions. Mais, cette caractéristique individuelle est en partie modulée par l'état interne des animaux. En effet, la durée de construction augmente avec leur poids pendant l'interponte chez les femelles fécondées alors que chez les femelles vierges, cette durée diminue lorsque leur poids augmente, puis se stabilise en même temps que leur poids. Les besoins alimentaires des femelles fécondées s'accroissent avec la production des oeufs, alors que ceux des

femelles vierges décroissent pour se stabiliser et maintenir un poids d'équilibre. La durée du comportement constructeur serait adaptatée aux besoins alimentaires différents des femelles vierges et fécondées.

Toiles nocturnes et toiles diurnes

Les durées médianes de construction de la (ou des) toile(s) diurne(s) d'un individu sont significativement plus faibles que celles de cinq toiles nocturnes du même individu (tableau 63 ; Wilcoxon : N = 19; DR : z = 3,45; p < 0,001; DSP : z = 4,14 ; p < 0,001; DSD : z = 3,72; p < 0,001).

Toiles diurnes			Toiles nocturnes		
DR	DSP	DSD	DR	DSP	DSD
5	2	17	20	2	30
4	1	9	14	2	24
7	2	10	21	4	58
4,5	2	28	17	3	65
12	2,5	42	19	5	113
6	1	15	15	2	32
31	2	26	14	3	38
9	2	42	14	3	66
8,5	1,5	23,5	20	3	37
15	2,5	62,5	15,5	3,5	67
6	1	36	14	3	47
9	1	17	10	3	60
2	2	21	10	3	45
2	2	38	5	3	60
6	1	19	9	2	52
3	1	16	6	2	31
4	1	10	11	2	19
5	2	26	5	2	27
6	2	15	18	3	80
-	-	-	-	-	-
6 (4,53)	2 (0,45)	21 (10,32)	14 (3,97)	3 (0,55)	47 (17,79)

Tableau 63 : Durées médianes de pose des rayons (DR), de la spirale provisoire (DSP) et de la spirale définitive (DSD) des toiles diurnes et nocturnes chez *Araneus suspicax*

Les durées sont exprimées en minutes. Dernière ligne : valeur médiane des colonnes et écart médian absolu.

Ces durées sont fortement diminuées (plus de moitié pour la durée de pose de la spirale captrice) lorsque les constructions ont lieu pendant la phase lumineuse.

Toiles précédant et suivant la mue ou la ponte

La durée du comportement est, aussi, affectée par l'exuviation et la ponte des oeufs (tableaux 64 et 65). La durée de la dernière toile construite avant une mue est plus courte que la durée médiane des cinq toiles précédant cette mue (Wilcoxon : N = 28; z = 3,16; p < 0,001). De la même façon, la première toile suivant l'exuviation est plus rapidement construite que les cinq toiles postérieures (Wilcoxon; N = 22; z = 4,03; p < 0,001). Par contre, la toile pré-mue est significativement plus longue à construire que la toile post-mue (Wilcoxon : N = 16; z = 3,03; p < 0,001).

TAvM	mTAvM		TApM	mTApM		TAvM	TApM
43	52		23	51		43	23
41	47		29	46		41	29
35	29		21	26		35	21
36	38		28	34		36	28
39	44		19	44		39	19
29	33		16	29		29	16
22	38		14	21		22	14
21	36		22	35		21	22
23	35		25	41		23	25
33	41		24	45		33	24
32	21		16	24		32	16
45	32		19	65		45	19
37	29		30	41		37	30
57	40		31	58		57	31
51	61		60	54		51	60
11	38		10	17		38	19
11	40		19	30		-	-
17	44		12	38		37,5 (7,6)	22,5 (6,5)
17	42		19	33			
11	38		9	21			
24	45		13	34			
19	27		24	52			
9	38		-	-			
12	35		20 (3,5)	36,5 (10,4)			
16	33						
15	33						
20	26						
26	22						
-	-						
23,5 (6.4)	38 (10,5)						

Tableau 64 : Exemples de durées de construction des toiles avant et après une exuviation chez *Araneus suspicax* .

TAvM : dernière toile avant la mue; **mTAvM** : médiane des durées des toiles précédant la mue;**TApM**: première toile après la mue; **mTApM** : médiane des durées des toiles suivant la mue. Durée en minutes.

Les durées de construction des deux ou trois toiles tissées avant la ponte d'un cocon vont en diminuant. Ainsi, quarante deux pontes ont été enregistrées; la durée de la dernière toile construite avant la ponte (28 (10,5) mn) est de moitié inférieure à la médiane de durée des cinq toiles précédant cette ponte (62 (15,3) mn; Wilcoxon : $z = 5{,}43$; $p < 0{,}001$). Généralement, l'araignée ne tisse une nouvelle toile que la nuit suivant la ponte (à l'exception de trois d'entre elles qui construisent immédiatement après la ponte). La durée de tissage de cette toile post-ponte (54 (12,8) mn) est encore inférieure à la durée médiane des toiles pré-ponte mais atteint presque cette valeur médiane (tableau 65: Wilcoxon : toile pré-ponte/toile post-ponte : $z = 5{,}05$; $p < 0{,}001$; toile post-ponte/médiane des cinq toiles : $z = 1{,}88$; $p < 0{,}05$). Par contre, la toile construite la nuit même de la ponte est toujours tissée rapidement (12 (3,6) mn.).

Les durées de construction des toiles tissées à proximité de la mue ou de la ponte sont réduites par rapport à celles des autres toiles de l'intermue ou de l'interponte. Mais, la réduction de la durée de tissage de la toile qui précède la ponte est plus marquée que celle de la toile suivant la ponte, contrairement à ce qui passe lors de l'exuviation. Dans le cas de la ponte, l'araignée a besoin de synthétiser une quantité de soie importante pour envelopper les oeufs. La mise en route de ce processus de synthèse de soie du cocon se fait au dépens de celui de la synthèse de soie pour la toile. Dans le cas de la mue, le processus d'exuviation réduit l'activité locomotrice.

TAvP	TApP	mTAvP			suite	
66	90	93		TAvP	TApP	mTAvP
33	47	39		33	27	41
32	31	37		35	81	73
27	57	64		19	67	82
28	72	70		56	31	54
69	81	83		28	73	71
22	41	47		44	77	78
32	60	88		25	60	71
29	52	86		22	49	64
20	31	23		13	30	67
19	51	35		9	30	46
34	38	61		35	49	62
38	37	68		19	53	36
18	31	29		14	37	36
21	57	40		56	64	76
17	56	46		41	54	70
25	60	71		54	64	70
21	56	43		13	65	56
32	54	56		34	85	73
26	55	37		-	-	-
23	40	62		28 (10,5)	54 (12,8)	62 (15,3)

Tableau 65 : Durées de construction des toiles pré et post-ponte chez *A. suspicax*
TAvP : toile construite le jour précédant la ponte; **TApP** : toile construite le jour suivant la ponte; **mTAvP** : médiane des durées des cinq toiles construites avant une ponte. Durée en minutes.

Toiles successives au cours d'un même nycthémère

Quatorze cas d'araignées tissant plusieurs toiles successives au cours d'un même nycthémère ont été observés (tableau 66). La durée de pose de la spirale des premières toiles construites est significativement plus courte que celle des toiles construites en fin de nuit (Wilcoxon : $z = 2{,}55$; $p < 0{,}001$).

1ère T	2ème T	délai
18	27	541
18	40	494
21	26	517
14	23	459
41	34	527
22	36	569
18	42	527
7	12	548
43	41	560
22	30	522
2	12	89
24	25	526
25	20	604
14	36	569
-	-	-
19,5 (7,6)	28,5 (8,1)	527 (53)

Tableau 66 : Durées de pose de la spirale définitive des toiles construites au cours d'une même nuit chez *Araneus suspicax*
1ère T : première toile; **2ème T** : seconde toile; **délai E/1T** : délai, en minutes, séparant l'extinction du moment de construction de la première toile; **délai 1T/2T** : délai séparant les deux toiles successives.

Les premières toiles construites rapidement après l'extinction sont séparées de la seconde toile par un délai plus court (Kendall; $z = -3,27$; $p < 0,001$). Ce délai séparant les deux toiles successives augmente avec la durée de construction de la première toile (Kendall : $z = 1,77$; $p < 0,05$).

3.3.3 - Conclusion

L'enregistrement et l'analyse de l'ensemble des activités entourant la construction de la toile, nous a permis de définir les phases suivantes :

- phase d'éveil : l'araignée sort de sa retraite; cette sortie est plus précoce en présence d'une toile qu'en son absence. Les araignées soit se souviennent de la destruction de leur toile, soit perçoivent sa présence ou son absence par la tension différente s'exprimant au niveau du fil avertisseur (*Zygiella* est capable d'apprécier les différences de tension des rayons; Le Guelte, 1966). Cette phase semble générale chez toutes les araignées constructrices de toiles. Elle correspond à l'ouverture du terrier de *Nemesia coementaria* (Buchli, 1969) et d'*Aphonopelma chalcodes* (Minch, 1978), à l'apparition d'*Agelena consociata* hors des galeries (Krafft, 1970) ainsi qu'à la sortie de la retraite de *Cupiennus salei* au crépuscule (Seyfart, 1980).
- phase de stationnement sur la toile ou un fil, dont la durée est supérieure en présence d'une toile. Nous émettons l'hypothèse qu'il s'agit d'une position d'affût, l'araignée utilisant sa toile pour capturer des insectes crépusculaires. Enfin, ce stationnement hors retraite pourrait favoriser la perception d'indices (présence de proies, conditions atmosphériques...) nécessaires au choix du comportement ultérieur.
- phase de destruction de la toile du cycle précédent; elle intervient au cours de la période creuse de l'activité des insectes nocturnes. Les nombreux arrêts qui entrecoupent cette phase seraient mis à profit par l'animal pour métaboliser la soie récoltée pendant la destrcution et la réutiliser dans la nouvelle toile, comme cela a été démontré chez *Araneus diadematus* (Peakall, 1971). La destruction de la toile peut être plus ou moins complète. Le cadre et certains rayons sont conservés (Witt et col., 1968), et parfois la partie externe de la spirale captrice (Ramousse, 1977). La conservation d'une partie importante de la spirale captrice s'observe fréquemment lorsqu'on place une jeune araignée sur la toile d'une araignée plus agée (Peters, 1970).
- phase d'exploration : cette activité a été décrite chez de nombreuses araignées orbitèles (Peters, 1932; Mayer, 1952; Le Guelte, 1966; Witt et col., 1968; Ramousse, 1977). Eberhard (1972) a émis l'hypothèse que ces déplacements serviraient à informer l'araignée sur l'espace disponible et les points potentiels d'attache de la toile. L'augmentation de la fréquence de ce type d'activité en l'absence d'une vieille toile vient étayer cette hypothèse.

Les fils de cheminement déposés autour de la toile pourraient jouer un rôle dans la rencontre des sexes. En effet, chez *Araneus sclopetarius*, ces fils émis par les femelles adultes vierges portent une information reconnue par les mâles qui pourrait être tacto-chimique (Roland et Ramousse, 1981).

Mais ces araignées manifestent un comportement territorial. centré sur la retraite et la toile. Riechert (1974) a montré que le territoire défendu par une araignée solitaire, *Agelenopsis aperta*, dépasse largement l'étendue de la toile. Aussi, nous émettons l'hypothèse selon laquelle les fils de cheminement autour de la toile délimitent l'espace défendu par l'araignée et servent de signaux d'espacement aux congénères. Ils peuvent, en effet, signaler la proximité d'une toile à un nouveau venu, mais, aussi, l'approche (et la localisation) du nouveau venu à l'araignée résidente.

- phase de préconstruction. Les auteurs qui ont observé cette séquence chez les orbitèles (Mayer, 1952; Eberhard, 1972) parlent de proto-toile. car les structures réalisées à ce moment sont souvent remplacées ou remaniées au cours de la construction. Il s'agit, plus probablement, d'un échafaudage facilitant la construction de la toile.

- phase de construction de la toile, qui se subdivise en trois parties : pose des rayons et des fils de cadre, pose de la spirale provisoire et pose de la spirale définitive; chacune d'elle est constituée par la répétition du même module comportemental. Cette phase a été très soigneusement décrite chez l'*Argiope* par Tilquin (1943).

- phase de réparation de la retraite. Elle n'est qu'occasionnelle et intervient soit à la suite d'une destruction partielle ou complète soit avant ou après la ponte.

Toutes ces phases se retrouvent chez différentes espèces étudiées avec quelques variations. Chez *Araneus diadematus*, il est souvent difficile de distinguer la phase d'éveil, car les araignées peuvent rester au centre de leur toile tout au long de la photophase. Chez *Araneus cornutus*, *sclopetarius* et *umbraticus*, les phases d'exploration, de préconstruction et de pose des rayons se succèdent, souvent, sans interruptions et sont, de ce fait, difficilement distinguables (Ramousse, 1981).

Les activités locomotrices qui précèdent la construction proprement dite sont très variables d'un individu à l'autre et d'un jour à l'autre pour le même individu. L'araignée est au cours de cette période très sensible à toutes les modifications de son environnement (en particulier à la présence d'un observateur, qui le plus souvent inhibe les déplacements et la construction ou la retarde). L'araignée au cours de ces déplacements et de ces arrêts recueille des informations concernant l'état de sa toile (une toile n'ayant pas servie, est conservée; une surface captrice peu endommagée est éventuellement préservée et intégrée dans la nouvelle construction), les éléments d'attache de sa toile sur les supports environnants (conservation de parties plus ou moins importantes des fils de cadre), la quantité de soie réutilisable et les variations environnementales (en particulier, de la topographie). L'intégration de ces informations et de celles liées à l'état de l'animal lui-même, lui permettent de déterminer les contraintes à prendre en compte lors de la construction de la nouvelle structure.

La phase de construction est moins sensible à la présence d'un observateur. Cependant, l'araignée peut ajuster son comportement à de nombreux changements du milieu. Un rayon détruit, pendant la phase de pose des rayons, est remplacé (Reed, 1969). Un arrêt de la pose de la spirale captrice, dû aux comportements de cour d'un mâle, est suivi d'une reprise à l'endroit même de l'arrêt. Une araignée prélevée sur sa toile au cours de cette phase, puis remise plusieurs minutes plus tard, le plus souvent, reprend la construction au niveau où elle s'était arrêtée. Mais une araignée enlevée de sa toile au cours de la pose de la spirale captrice, puis mise après un arrêt sur une autre toile, dont la spirale captrice est incomplète, tente de la compléter (Peters, 1968). Les structures construites rétroagissent sur le comportement constructeur de l'araignée.

Araneus suspicax renouvelle sa toile chaque jour (en alternance jour-nuit et présence de proies), sauf à proximité d'événements physiologiques tel que l'exuviation et la ponte. La réalisation de la coïncidence entre le rythme de construction de la toile et les rythmes cosmiques s'effectue par l'intermédiaire de la sensibilité à l'alternance de lumière et d'obscurité (mais aussi température et hygrométrie, par exemple) ainsi que cela a été mis en évidence tant chez une araignée orbitèle (*Araneus diadematus*; Witt, 1971; Le Guelte et Ramousse, 1979) que chez une araignée à toile en nappe (*Agelena consociata*: Krafft, 1970). Le renouvellement de la toile est nécessaire pour supprimer les dommages (qui ne sont pas réparés) causés à la toile par la capture des proies et permet de maintenir une efficacité maximum du piège. La reconstruction fréquente des toiles est considérée par Levi (1978) comme un indice de spécialisation. Le renouvellement journalier est la règle chez les *Argiopidae*, à l'exception des *Cyrtophora* (Lubin, 1973). L'approche de la ponte se traduit souvent par une baisse de la fréquence de reconstruction de la toile, ainsi que cela a été montré chez *Nephila maculata* (Robinson et Robinson, 1973) et par un arrêt, plus ou moins long, des constructions, qui peut atteindre une quinzaine de jours avant la ponte chez *Araneus diadematus* (Livecchi, 1978). Les femelles vierges et les immatures d'*Araneus suspicax* peuvent, parfois, construire deux toiles au cours du même nycthémère, sans qu'il soit possible de relier ce phénomène à des variations du milieu. Ce dédoublement des construction a été observé dans le milieu naturel, mais aussi chez d'autres *Argiopidae* (*Araneus cucurbitinus*, *A. dalmaticus* et *A. sclopetarius*: Ramousse,

1979). Il pourrait correspondre à deux périodes de capture dans le nycthémère.

La répartition des moments de construction dans le nycthémère est unimodale pour les femelles fécondées et bimodale pour les femelles vierges. La construction est essentiellement nocturne et se situe en fin de nuit. Les femelles vierges tissent leur toile en fin de nuit les premiers jours suivant la mue imaginale, puis, si l'accouplement n'a pas lieu, leur poids double. Elles maintiennent, alors, ce poids et construisent en début de nuit. L'état physiologique des animaux peut donc modifier le moment d'expression du comportement constructeur. La répartition des moments de construction de dix espèces d'*Argiopidae* dont *Araneus suspicax* (Ramousse, 1981), nous avait permis de distinguer deux groupes d'espèces. Le premier, incluant *Araneus suspicax*, était caractérisé par des araignées ne construisant qu'en fin de nuit, le second par des araignées tissant des toiles aussi bien en début de nuit qu'en fin de nuit. Ces dernières tissaient spontanément plusieurs toiles par nycthémère. Il nous faut maintenant placer *Araneus suspicax* dans le second groupe. Cette différence tient certainement à l'absence de femelles vierges dans notre premier échantillon. La distinction précédente en deux groupes différents de canevas du moment d'expression de la construction n'est peut être qu'un artéfact lié à la faiblesse ou à la nature des échantillons étudiés. Le canevas bimodal pourrait être la règle. Il a, en effet, été observé chez différentes araignées telle que *Arctosa* (Tongiorgi, 1959), *Agelena* (Krafft, 1970) et *Cupiennus* (Seyfarth, 1980).

Une corrélation positive existe entre les durées de pose des rayons, de la spirale provisoire et de la spirale définitive des toiles construites au cours d'un stade donné de développement. Mais la durée de pose de la spirale définitive est diminuée lorsque les toiles des femelles vierges sont construites en début de nuit ou lorsqu'elles sont tissées après le lever du jour. L'amplitude du comportement constructeur est aussi réduite au voisinage de l'exuviation et de la ponte. Lorsque l'araignée construit deux toiles successives la même nuit, la première est plus rapidement construite que la seconde. Enfin, chez les femelles fécondées, la durée de construction de la toile est supérieure à celle des femelles vierges. Mais elle reste caractéristique de chaque individu en fonction de sa taille. La durée du comportement constructeur est donc la résultante de multiples facteurs: taille, poids et état physiologique de l'animal, ainsi que du moment de construction et du nombre de toiles construites au cours d'un nycthémère.

La comparaison des durées du comportement constructeur d'espèces différentes est rendue difficile du fait de l'utilisation de cages de tailles différentes. La durée de pose de la spirale définitive est réduite lorsque l'araignée dispose d'un espace de construction lui-même restreint. Nous avons réalisé, dans les mêmes cages, l'étude de la durée du comportement constructeur chez différentes espèces (Ramousse, 1981). La durée de pose de la spirale définitive augmente avec la taille et le poids à la mue imaginale (tableau 67).

La durée de construction varie suivant le moment du tissage pour une espèce donnée. La durée de construction des toiles de fin de nuit, chez *Araneus cucurbitinus* comme chez *Araneus suspicax*, est supérieure à celle du début de nuit. Mais la situation inverse est caractéristique d'*Araneus diadematus*, *Araneus umbraticus*, *Argiope obscuripes* et *Zygiella x-notata* (Ramousse, 1979). Pour les araignées tissant plusieurs toiles successives au cours d'un même nycthémère, la durée de pose de la spirale varie suivant le numéro d'ordre de la toile. Ainsi, chez *Araneus cucurbitinus*, la durée des premières toiles est inférieure à celle des secondes, comme chez *Araneus suspicax*. Mais chez *Araneus dalmaticus*, nous trouvons la situation inverse. L'activité constructrice de toutes ces espèces est essentiellement nocturne mais certaines comme *Araneus diadematus* et *Argiope obscuripes* construisent souvent de jour (respectivement 30 et 41%). Mais toutes conservent leur toile pendant la photophase contrairement à d'autres *Argiopidae* (*Scoloderus* et *Wixia*: Stowe, 1979) qui la détruisent à l'aube.

	N	Mo	DR	DSD	TC	T	P
A. o.	105	701	25	75	46	18	646
A. su.	315	584	14	65	74-110	17,5	295
A. q.	90	534	20	55	52	12	240
A. di.	150	628	25	71	59	12	210
A. u.	45	689	26	20	65	12,5	182
A. sc.	150	446	23	17	63-135	11,5	157
A. f.	165	553	7	33	100	16,4	130
A. co.	105	564	16	31	82	11,1	69
Z. x.	75	638	19	36	46	6,5	60
A. da.	165	608	10	20	50-56	6	46
A. cu.	60	335	11	14	87-114	5	39

Tableau 67 : Durées de construction chez diverses espèces d'*Argiopidae*
A. o. : *Argiope obscuripes;* **A. su.** : *Araneus suspicax;* **A. q.** : *Araneus quadratus;* **A. di.** : *Araneus diadematus;* **A. u.** : *Araneus umbraticus;* **A. sc.** : *Araneus sclopetarius;* **A. f.** : *Araneus folium;* **A. co.** : *Araneus cornutus;* **Z. x.** : *Zygiella x-notata* ; **A. da.** : *Araneus dalmaticus;* **A. cu.** : *Araneus cucurbitinus.* **N** : Nombre de toiles; **Mo** : durée médiane en minutes séparant l'extinction de la construction de la toile; **DR** : durée médiane de pose des rayons; **DSD** : durée médiane de pose de la spirale définitive; **TC** : pourcentage de construction. Lorsqu'il y a deux valeurs, certains individus de cette espèce construisent spontanément plusieurs toiles par nycthémère; **T** : taille médiane des P1 en mm, lors de la mue imaginale; **P** : poids médian lors de la mue imaginale en mg.

Ces canevas varié d'activité pourraient être la conséquence de stratégies alimentaires différentes suivant les espèces ou/et à une sensibilité distincte aux variations journalières de l'environnement (en particulier, les turbulences atmosphériques sont minimales en fin de nuit, Wiley et Richards, 1978).

A cette description de l'organisation temporelle de l'activité constructrice de toile, succède l'étude du résultat du comportement : la toile. Nous mettrons en évidence comment les variations temporelles de l'activité constructrice retentissent au niveau de la structure spatiale de la toile.

3.4 - Caractéristiques spatiales des toiles

3.4.1 -Au cours du développement post-embryonnaire

L'enregistrement de l'activité constructrice n'a été réalisé qu'aux derniers stades du développement post-embryonnaire (stades J5, J6 et J7) chez des animaux de chaque sexe.

3.4.1.1 - Stade J5

Au cours de ce stade ont été enregistrées :
- trente toiles de cinq mâles (poids médian à la cinquième mue = 15 mg. et à la sixième mue = 37 mg.)
- trois toiles d'une femelle (poids 5ème mue : 17 mg.; poids 6ème mue : 38 mg.).
Les principales caractéristiques des toiles sont les suivantes (tableau 68) :

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A	R	P
1	616	11,5	32,5	22	23	1,8	10250	20	7450	1,19	84,3	32
2	538	12,5	31	17	19	1,9	8697	27	5550	1,18	106,5	29,5
3	620	15	33	17	14	2	6018	24	4700	1,29	113,6	25
4	629	20,5	27,5	15,5	20,5	1,4	4311	15,1	4305	1,19	67,1	24,5
5	615	19	35	18	18	1,4	3471	12	3800	1,15	50,8	20,5
6	622	11	24	14	13	1,6	2077	12	2200	1,28	63,3	25

Tableau 68 : Principaux paramètres des toiles du stade J5 chez *Araneus suspicax*
Mo : moment en minutes; **DR** : durée pose des rayons; **DS** : durée pose de la spirale définitive; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires infères; **E** : écartement des spires en mm; **SC** : surface de la spirale captrice en mm2; **Ma** : surface de la maille en mm2; **LF** : longueur fil en mm.; **A** : rapport des axes; **R** : distance retraite-moyeu de la toile en mm.; **P** : poids en mg. (indice de la taille). Les cinq premiers individus sont des mâles et le dernier est une femelle. Les numéros de la première colonne renvoient à la figure 64 .

L'analyse des paramètres des trente trois toiles à l'aide d'une analyse multifactorielle (ACP) met en évidence deux facteurs principaux (figure 64). Sur le premier facteur (F1), qui explique 41% de la variance totale, s'opposent les toiles dont la surface captrice est faible et le moment de construction proche du lever du jour aux toiles tissées plus tôt dans la nuit avec une surface captrice importante. Le second facteur (F2), 27% de la variance, distingue les toiles à maille large, écartement important des spires et nombre faible de spires d'une part et les toiles à petite maille, écartement faible et nombre de spires élevé d'autre part. Les toiles d'un individu présentent une variabilité importante de tous les paramètres (du simple au double pour les extrêmes). Cette variabilité est à relier avec celle du moment de construction.

Les toiles de la femelle sont plus petites que celles des mâles, mais son poids intermue est un des plus plus faibles.

Les toiles construites en partie, ou entièrement de jour, chez le même individu, comparées aux toiles nocturnes ont une durée de pose des rayons, de pose de la spirale définitive, un nombre de rayons et de spires et une longueur de fil nettement inférieurs (Mann Whitney; $p < 0,05$). Par contre, l'écartement des spires reste stable dans les deux types de toiles (tableau 69).

	DR	DS	NR	NSN	E	SC	Ma	LF	A
nocturne	10	39	22	24	1,88	8794	17	7600	1,21
diurne	7	28	18	18	1,88	6443	19	5400	1,22
	0,05	0,04	0,02	ns	ns	ns	ns	0,037	ns

Tableau 69 : Médianes des principaux paramètres des toiles diurnes et toiles nocturnes au stade J5
Comparaison de cinq toiles diurnes et sept toiles nocturnes construites par le même individu par le test de Mann Whitney. Dernière ligne : probabilité associée à la valeur U observée.

Le moment de construction est un critère important. Il intervient sur la surface captrice. Celle-ci est réduite lorsque la toile est tissée en fin de nuit-début de jour.

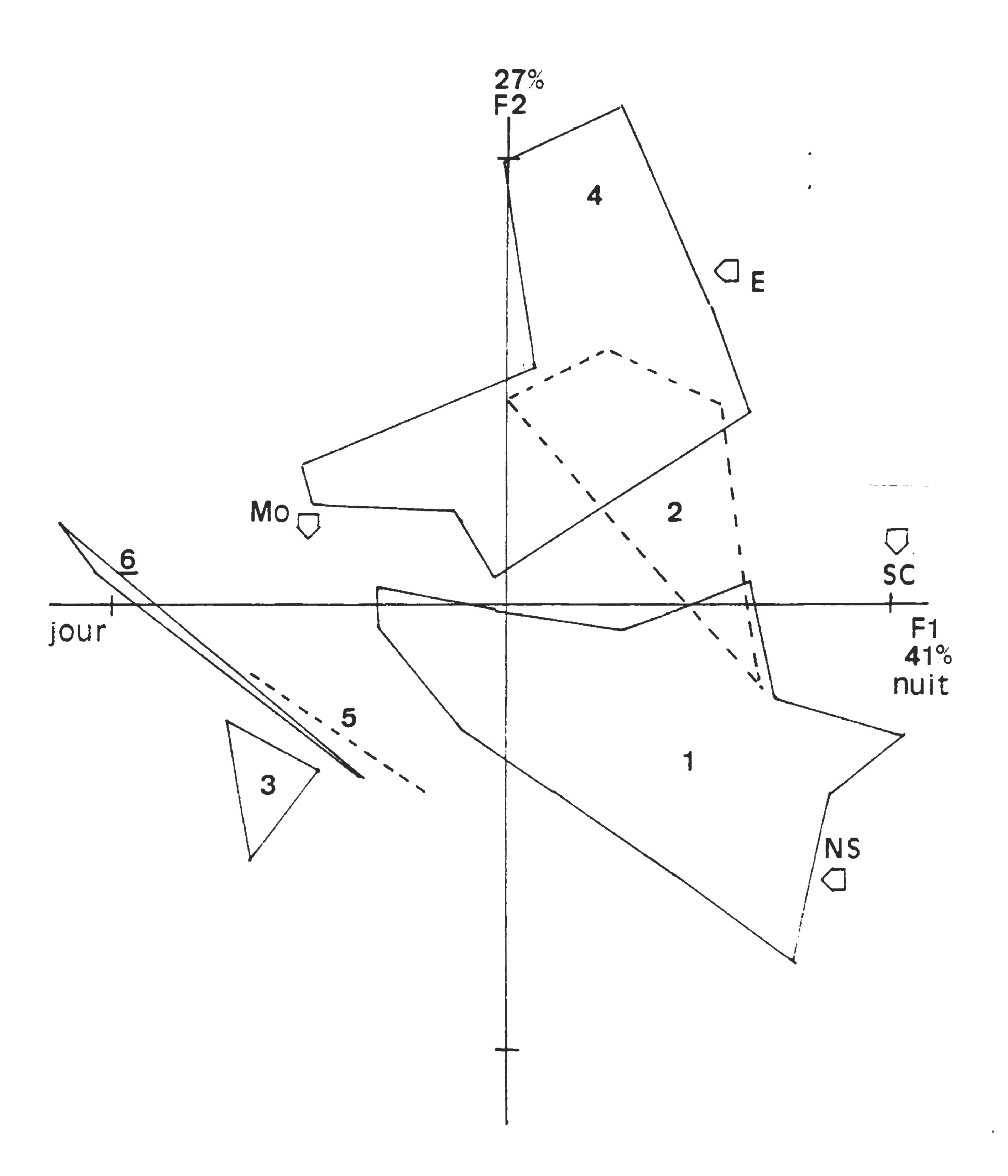


Figure 64 : Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales des toiles du stade J5 chez *Araneus suspicax*

F 1 : premier facteur, 41% de la variance; F 2 : second facteur, 27% de la variance. Les toiles de chacun des individus sont reliées entre elles par un trait. Le numéro renvoie aux données du tableau 68. Le numéro souligné correspond à la femelle. S C : surface captrice; M o : moment de construction; Ma : maille moyenne; E : écartement des spires; N S : nombre de spires.

3.4.1.2 - Stade J6

Cent vingt cinq toiles produites par treize mâles et seize toiles tissées par deux femelles sont prises en compte (tableau 70).

	M	DR	DS	NR	NS	E	SC	M	LF	A	R	P
1	591	8	32	20	23	2,15	8604	25	6100	1,26	84	76
2	630	9	34	20	18	2,27	9936	22	6500	1,14	112	58,5
3	582	11	38	19	16	3,66	16950	54	7800	1,29	158	61,5
4	645	7	33	20	20	2,79	14940	36	9500	1,28	136	52
5	634	9	27	19	18	2,34	10330	28	6200	1,16	96	52,5
6	578	10	35	21	14	2,99	9417	32	5800	1,24	97	66,6
7	570	12	33	18	22	3,1	17450	53	80,5	1,29	175	75
8	630	14	21	14	20,5	2,37	8542	35	5400	0,99	115	62
9	575	10,5	30,5	16	19	2,66	10150	33,5	6550	1,34	140	59
10	709	4	27	21	15	2,49	8972	24	6550	1,37	98	36,5
11	675	11	26	18	15	2,38	6068	18	4600	1,25	127	44,5
12	592	9,5	23,5	18	15	2,63	8701	35,5	5600	1,47	69	57
13	685	5	26,5	20,5	17	2,47	10855	23,5	7300	1,39	98	51
14	607	9,5	35	21	19	2,96	22525	47	10500	1,14	212	72,5
15	623	10	21	17	16	2,53	6066	26	4400	1,08	1,31	43

Tableau 70 : Principaux paramètres des toiles au stade J6 chez *Araneus supicax*
Les six premiers individus sont les mêmes que ceux du tableau 68. Les deux femelles sont numérotées 6 et 15. **Mo** : moment en minutes; **DR** : durée pose des rayons; **DS** : durée pose de la spirale définitive; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires inferes; **E** : écartement moyen des spires en mm; **SC** : suface captrice en mm2; **Ma** : surface de la maille moyenne en mm2; **LF** : longueur fil en mm; **A** : rapport des axes; **R** : distance retraite-moyeu en mm; **P** : poids au moment de la mue (indice de taille).

L'analyse (ACP) de ces toiles fait apparaître les mêmes relations entre les paramètres des toiles qu'au stade J5. Le premier facteur (41% de la variance) oppose les toiles tissées en fin de nuit, à petite surface captrice, aux toiles plus précoces à grande surface captrice. Le second facteur (17% de la variance) oppose les toiles, à petit nombre de spires et écartement des spires important, aux toiles à grand nombre de spires et écartement faible (Figure 65).

Il n'y a pas de différences significatives entre les toiles des mâles et celles des femelles.

Les toiles diurnes sont construites plus rapidement que les nocturnes (3.3.2.3), mais, bien que leurs dimensions soient plus faibles, seul le nombre de spires est significativement différent.

Les toiles du stade J5 ont un écartement de spires, une maille et une surface captrice inférieurs à ceux des toiles du stade J6.

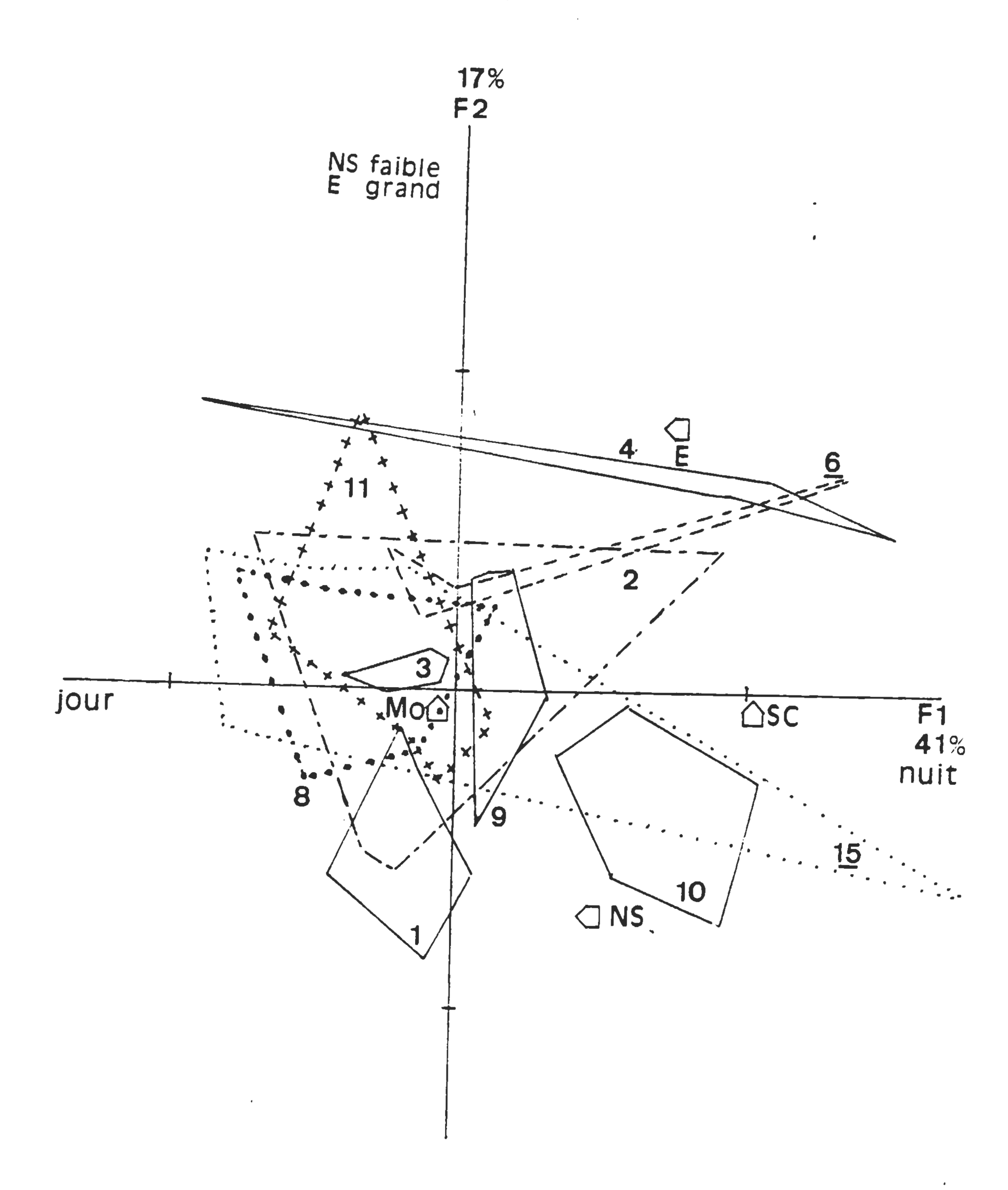


Figure 65 : Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales des toiles du stade J6 chez *Araneus suspicax*

F 1 : 47% de la variance; **F 2** : 17%. Les numéros renvoient au tableau 69. Les numéros soulignées correspondent aux femelles. **M o** : moment de construction; **S C** : surface captrice; **Ma** : surface de la maille moyenne; **E** : écartement moyen des spires; **N S** : nombre de spires inferes.

3.4.1.3 - Stade J7

C'est le dernier stade de développement pour les animaux enregistrés (huit mâles; quarante quatre toiles - sept femelles; quarante quatre toiles; tableau 70). Les mâles devenus adultes ne construisent plus de toiles "géométriques".

	M	DR	DS	NR	NS	E	SC	M	LF	A	P
6	558	17	39	20,5	13,5	3,42	18495	50	8900	1,2	146
10	593	5,5	31,5	16,5	16,5	3,07	13570	46,5	7600	1,22	84,5
11	719	5	26	17	13	3,25	13100	48	6300	1,44	76
15	619	5	24	17	18	2,44	8165	26	5800	1,21	92,2
16	719	7	18	17	16	2,97	8781	31	5400	1,35	50,5
17	685	6	27	20	15	3,19	14320	47	8200	1,2	68,5
18	691	7,5	25,5	18,5	16,5	2,41	10039	23	6300	1,64	80,5
19	645	5	22	18	13	2,79	10070	38	5600	1,45	76
20	634	8	38	24	20	3,62	22400	45	11300	1,25	64
21	583	10,5	45,5	20	21	2,17	12140	23	8250	1,82	59,5
22	529	15	61	20	28	2,54	27270	49	14200	1,21	99,5
23	194	14	43	14	20	2,76	12980	41	7600	1,44	120
24	546	25	46	20	28	2,89	29450	60	14100	1,25	138
25	585	12	20	18,5	13,5	2,17	6182	23	4600	1,31	94,4
26	571	9	64	20	16	2,75	24880	44	13600	1,15	113

Tableau 71 : Principaux paramètres des toiles du stade J7 chez *Araneus suspicax*
Les quatre premiers individus du tableau ont été enregistrés au stade J6 et portent le même numéro. Les femelles sont numérotées 6, 15 et de 22 à 26. **Mo** : moment en minutes; **DR** : durée pose des rayons; **DS** : durée pose de la spirale définitive; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires infères; **E** : écartement moyen des spires en mm; **SC** : surface captrice en mm2; **M** : surface de la maille moyenne en mm2; **LF** : longueur fil en mm; **A** : rapport des axes; **P** : poids au moment de la mue (indice de taille).

Nous retrouvons la même organisation que dans les stades J5 et J6. Les toiles se distinguent par l'importance de leur surface captrice, leur moment de construction et par leur nombre de spires. Les toiles tissées de jour sont plus petites. Certains mâles, qui construisent de nombreuses toiles diurnes, ont de ce fait des toiles dont la surface captrice est plus faible que celles des femelles. Les mâles (de cocons différents), ayant des tailles voisines, tissent des toiles comparables par la surface captrice. Mais les toiles de l'un ont de grandes mailles (11) et celles de l'autre, des mailles plus réduites (19). Par contre, les toiles de deux mâles originaires du même cocon (17 et 19) se distinguent par leurs surfaces captrices. Les toiles du mâle le plus grand (17) ont une surface captrice supérieure à celle du mâle le plus petit (19). Les toiles des femelles de grande taille (P élevé : 6 et 24) ont une surface captrice importante, elles s'opposent aux toiles des femelles de petite taille (15 et 25), dont la surface captrice est plus faible. Cependant, les femelles ayant des tailles voisines peuvent avoir les unes des toiles à grandes mailles (6) et les autres à petite maille (24; figure 66). De plus, les constructions des femelles 22 et 24 sont regroupées. Elles sont caractérisées par de grandes surfaces captrices et ont toutes deux été récoltées sub-adulte dans la nature. Or ces deux femelles présentent une différence de taille importante. A l'opposé de ces femelles sur l'axe F1, deux autres femelles sont regroupées (15 et 25; provenant du même cocon et élevées au laboratoire dans les mêmes conditions). Leurs tailles sont voisines de celle de la femelle 22. L'organisation du comportement constructeur varie en fonction de la taille des individus et des conditions auxquelles ces individus ont été soumis au cours de l'ontogénèse.

Au cours de ce stade, aucune différence significative ne s'observe entre les toiles des mâles et celles des femelles.

Plusieurs paramètres (le nombre de spires, l'écartement des spires, la surface captrice, la maille et la longueur de fil) des toiles du stade J6 sont inférieurs à ceux des toiles du stade J7. Mais ces différences ne sont significatives que chez les mâles.

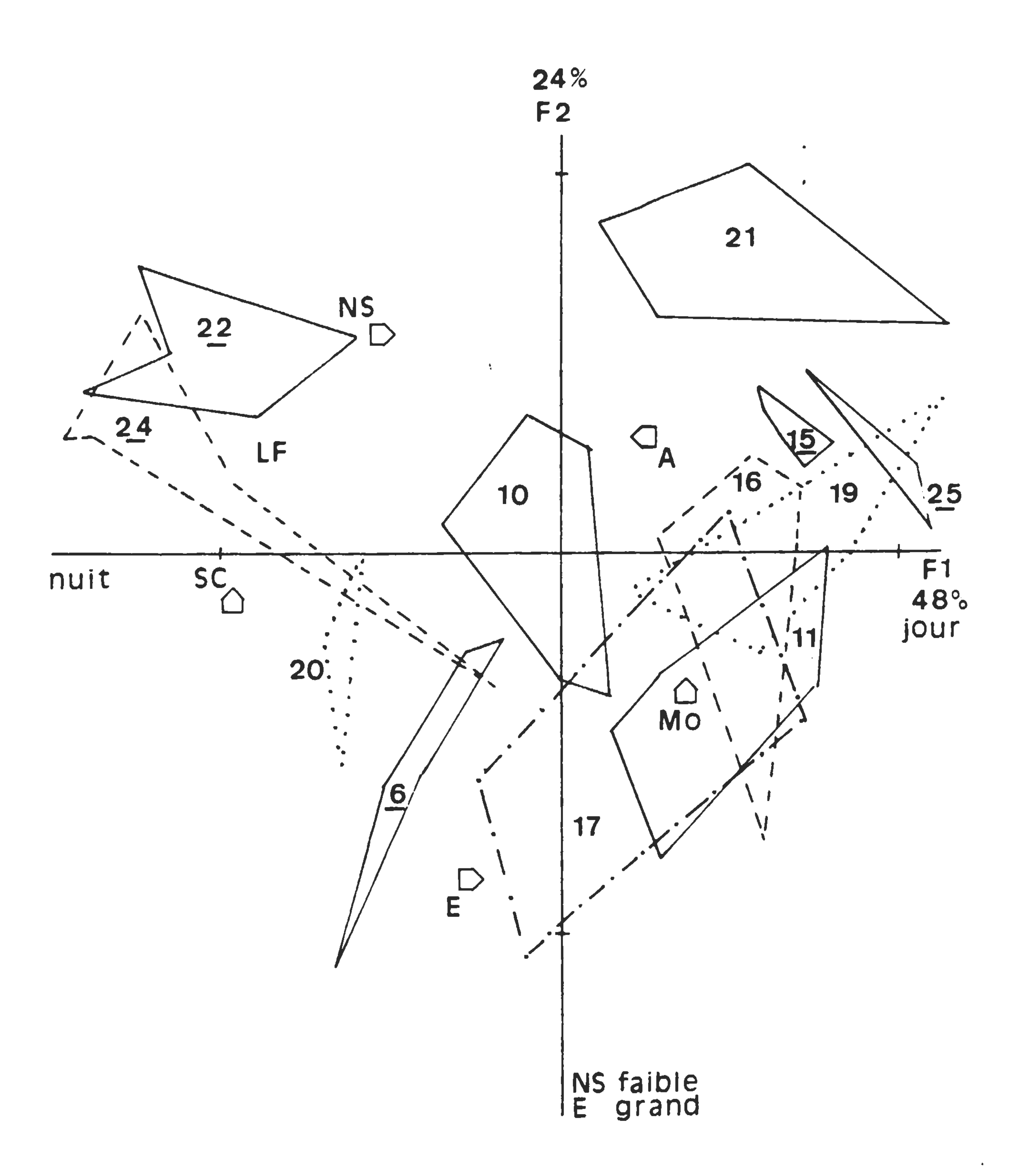


Figure 66 : Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales des toiles du stade J7 chez *Araneus suspicax*

F1 : 48% de la variance; **F2** : 28%. Les numéros renvoient au tableau 71. Les numéros soulignés indiquent les femelles. **Mo** : moment de construction; **SC** : surface captrice; **Ma** : surface de la maille moyenne; **E** : écartement des spires; **NS** : nombre de spires inférieures.

L'analyse des toiles construites par le même individu à différents stades (figure 67) confirme les résultats précédents :

- augmentation marquée de la surface captrice, de la longueur de fil et dans une moindre mesure des durées de construction,
- augmentation de l'écartement des spires et de la surface de la maille,
- stabilité du nombre de rayons,
- conservation de caractéristiques propres à l'individu; l'individu 1 (76 mg à la dernière mue) tisse des toiles à maille réduite alors que l'individu 11 (de même poids; 76 mg à la dernière mue) construit des toiles à maille importante.

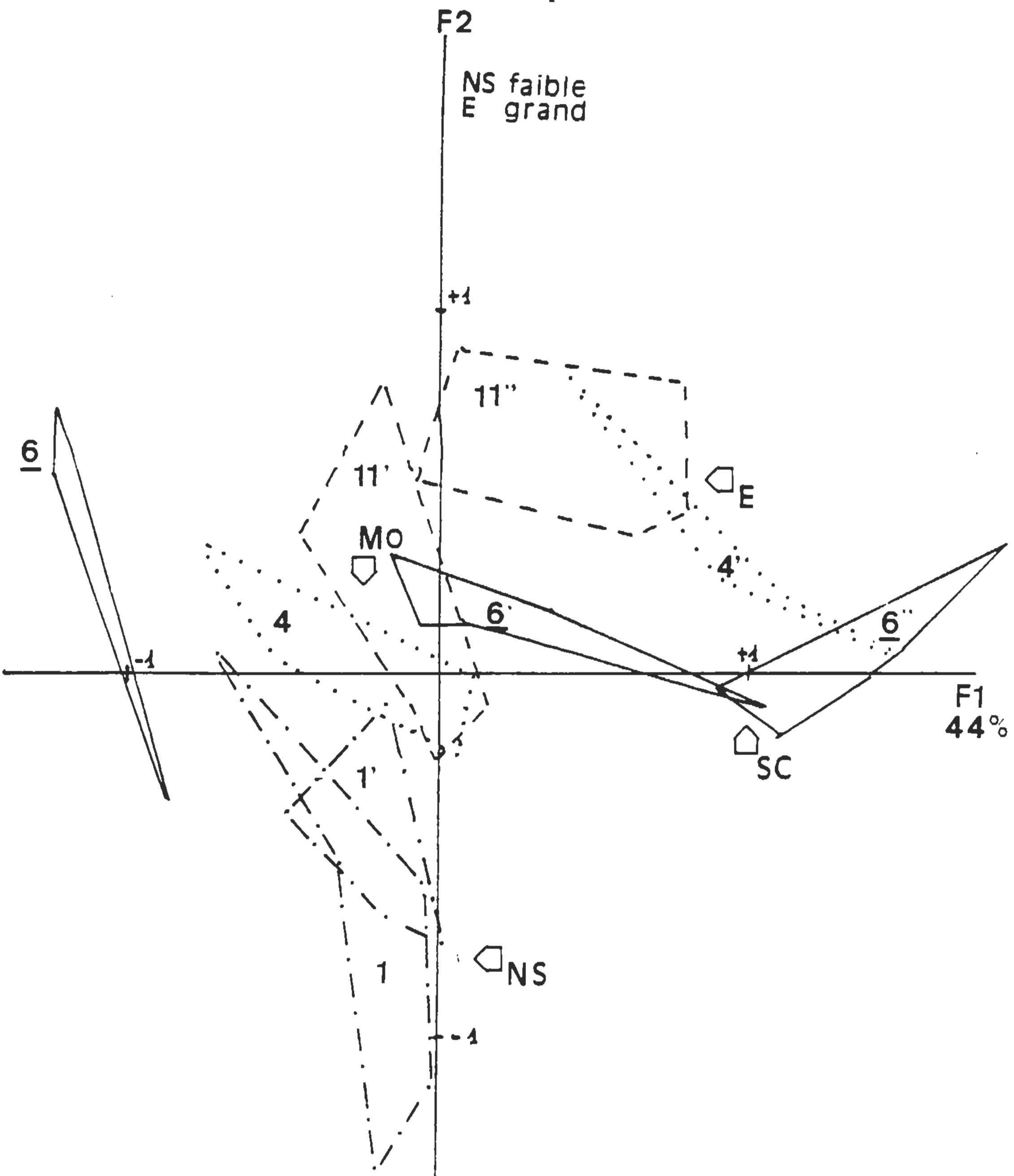


Figure 67 : Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales des toiles des stades J5-J6-J7.

Quatre individus sont représentés : une femelle aux stades J5 (6), J6 (6') et J7 (6"); deux mâles aux stades J5 (1 et 4) et J6 (1' et 4'); un mâle aux stades J6 (11') et J7 (11"). Le dernier stade pour chaque animal correspond au stade précédant la mue imaginale. **S C** : surface captrice; **Ma** : surface de la maille moyenne; **E** : écartement des spires; **N S** : nombre de spires inferes

3.4.1.4 - Effet de la mue

Pour apprécier l'effet de l'exuviation sur le comportement constructeur, nous avons comparé (Wilcoxon) soit la toile suivant la mue du début du stade, soit la toile précédant la mue de fin de stade, à toutes les autres toiles de l'intermue. Nous avons regroupé toutes les données obtenues à différents stades (tableau 72).

	nombre R		nombre S		écart		surface C		maille		longueur fil	
	M	A	M	A	M	A	M	A	M	A	M	A
1J5	18,5	20,5	20	23	1,93	1,68	5611	8570	15,5	18	4950	7400
1J6	17	20	12	17	3,17	2,3	6798	8604	35	26	4450	6100
2J6	13,5	18	9	17	2,58	2,48	5067	9097	32	29	3450	6100
3J6	16,5	19	13,5	16	2,31	2,4	6610	10020	26,5	26	4700	6200
4J3	16	17,5	12	16	2,56	2,36	6018	6488	20	28	4200	4900
4J6	12,5	17	8,5	15	3,12	3,66	5157	15330	38	54	3000	7500
5J6	12	19	11	18	2,57	2,64	6467	13560	49	36	3800	7800
6J5	13	16	10	12,5	1,72	1,79	2077	2801	11,5	14	2200	3050
6J6	17,5	21	10	14	2,37	2,99	5562	9417	23	32	4000	5800
6J7	18	21,5	11,5	14	3,41	3,6	12345	21385	47	54	6250	9550
7J6	13	18	10	17	3,79	3,19	8865	19030	70	51	4200	8800
9J6	10	18	6	16	2,9	2,65	2761	10250	30	34	2200	6600
10J6	15	20	15	18	2,61	2,79	7519	13340	34	35	4700	8500
12J6	15	20	12	15	2,83	2,56	6149	9122	37	34	3900	5800
14J6	16	21	13	20	2,77	2,99	6955	24290	37	49	3900	11200
15J6	17	17	15,5	16	1,94	2,53	5056	6066	21	26	4300	4400
15J7	15	18	10	18,5	3,22	2,4	4071	8320	32	26	2700	6050
22J7	17	19,5	28	27,5	2,54	2,54	27270	28475	53	48,5	14200	14700
24J7	18	20	28	26,5	2,61	3	25250	31040	48	62	13700	14900

Tableau 72 : Toiles pré et post-mue et autres toiles du même stade.
M : toiles après ou avant les mues encadrant un stade. **A** : autres toiles du stade. **Nombre R et S** : nombre de rayons et nombre de spires; **Ecart** : écartement des spires; **Surface C** : surface captrice; **Maille** : surface d'une maille; **Longueur fil** : estimation de la longueur de fil utilisé. Les surfaces et les longueurs sont exprimée en mm. La première colonne donne le numéro et le stade des individus observés.

Les toiles post et pré-mue sont construites plus tôt dans la nuit que les autres et la pose de leur spirale captrice est plus rapide (voir 3.3.2.2 et 3.3.2.3). De plus, leur nombre de rayons et de spires, leur surface captrice et leur longueur de fil sont plus faibles ($p < 0,005$) que ceux des autres toiles du stade. Mais, la surface de leur maille n'est pas affectée. Par contre, ces deux toiles (la première et la dernière d'un stade) ne diffèrent entre elles par aucun de leurs paramètres.

Par contre, l'écartement des spires et la maille de la dernière toile d'un stade (avant la mue) sont plus faibles que ceux de la première toile du stade suivant (après la même mue; Wilcoxon : $n = 6$; $p < 0,05$).

L'augmentation de taille des animaux après la mue (sans changement de poids important) a donc un effet immédiat sur la maille, qui s'accroît, alors que les autres paramètres de la toile évoluent plus lentement au cours de l'intermue.

3.4.2 - A l'âge adulte

3.4.2.1 - Architecture des toiles

Le nombre de rayons de la moitié supérieure (Nord : médiane = 7; ema = 1,36) et celui de la moitié inférieure de la toile (Sud : médiane = 11; ema = 1,58)

augmentent de pair (Kendall, p < 0,001). Le premier est toujours inférieur ou égal au second (Wilcoxon, p < 0,001). Il en va de même pour le nombre de spires supères (m = 22; ema = 4,9) et infères (m = 33; ema = 4,4; W : p < 0,001).

Le nombre de spires sur l'axe vertical de la toile (m = 45,5; ema = 11,0) et celui sur l'axe horizontal (m = 41; ema = 9,7) varient corrélativement (K : p < 0,001) et le premier est significativement supérieur au second (W : p < 0,001). L'axe vertical est 30% plus long que l'axe horizontal.

De toutes les distances interspires, celles mesurées au Nord sont les plus élevées dans 63% des cas. Par contre, les écartements les plus faibles s'observent indifféremment au Sud (36%) et à l'Est (34,5%; côté de la retraite).

La position de la retraite a un effet net sur la forme de la toile. Du côté de la retraite, l'axe horizontal (du bord de la toile au moyeu) est inférieur de 30% à l'axe opposé. Le nombre de spires côté retraite (m = 23) est plus faible que celui du côté opposé (m = 26,5; W : p < 0,001). Mais, le nombre de rayons, ne diffère pas d'un côté à l'autre (m = 9).

Lors de la construction de la spire définitive, l'araignée réalise des tours pendulaires et des tours complets. Le premier tour, à partir du fil de cadre, est généralement un tour pendulaire. Ces tours pendulaires sont surtout fréquents au début de la pose de la spirale captrice. Il est cependant possible d'en observer un ou deux, lorsque l'araignée approche du moyeu. Le nombre de spires pendulaires (m = 6; ema = 1,8) est proportionnel à la durée de pose de la spirale captrice (m = 49,5 mn; ema = 15,6 mn; K : p < 0,001).

Les toiles présentent toujours une inclinaison, l'araignée se trouvant sous la toile, ce qui lui permet de se laisser choir au sol en cas d'alerte. La direction de cette inclinaison reste constante pour un animal qui ne change pas de retraite. Lors des enregistrements, les cages sont disposées de façon à avoir constamment l'araignée dans la même situation : le corps face à la caméra en arrière de sa toile. Il est donc possible de déterminer le sens de rotation de l'animal lors de la pose des spirales provisoire et définitive. Les sens de rotation au cours de la pose de la spirale provisoire et de la spirale définitive s'opposent. Si le premier est toujours unidirectionnel, le second peut changer au cours de la même construction (25% des observations). Aucune araignée ne présente un sens préférentiel de rotation, celui-ci variant d'un jour à l'autre pour le même animal de façon aléatoire.

Nous retrouvons les caractéristiques structurales communes aux toiles orbitèles. En particulier, l'effet de la position de la retraite sur la forme de la toile décrit chez l'*Argiope* (Tilquin, 1942) et chez *Zygiella x-notata* (Le Guelte, 1966). Ces caractéristiques révèlent la coadaptation de l'araignée productrice de soie et de son milieu et soulignent les aspects contraignants (conservateurs) du système organisme-milieu.

3.4.2.2 - Femelles vierges

Nous avons enregistré dix femelles adultes après la septième mue (cinquante-huit toiles), vingt-trois femelles matures après la huitième mue (cent-trente-neuf toiles) et six femelles récoltées sub-adultes dans la nature (soixante-trois toiles: tableau 73).

Les toiles des adultes sont tissées plus tôt que celles des sub-adultes et leurs durées de construction sont plus élevées. Tous leurs paramètres sont supérieurs, à l'exception de l'écartement des spires et du nombre de rayons, qui restent stable, ainsi que de la surface du cadre et du rapport des axes, qui diminuent. Le moyeu de ces toiles adultes est aussi plus proche du support supérieur de la toile et de la retraite. L'augmentation de la surface captrice est de l'ordre de 30% par rapport à celle du stade précédent (figure 68).

Les femelles matures à la huitième mue, qui ont une taille supérieure à celle des femelles adultes à la septième mue (1.3.1.1), tissent des toiles plus grandes (NR, NS, SC) que celles des secondes, mais, l'écartement de leurs spires et la suface de leurs mailles sont inférieurs (tableau 74).

Les femelles recueillies dans le milieu naturel produisent des toiles qui ne diffèrent pas de celles réalisées par les femelles matures à la huitième mue en élevage.

	M	DR	DS	NR	NS	E	SC	M	LF	A	R	P
26	553	11,5	64,5	16,5	18	2,6	16990	48,5	9650	1,1	197	170
27	524	8	45	17	18	3,3	22760	63	10100	1,4	208	145
28	102	21,5	39,5	12	10	4,8	12920	95,5	5000	1,2	189	138
29	59	9	25	13	18	3,1	13310	55	6700	1,1	193	100
30	563	13	31	15,5	14,5	3,4	13950	53,5	7050	1,2	145	-
31	352	12	49,5	12,5	21	2,9	11765	43	6950	1,5	178	-
32	580	5	41	16,5	17,5	3,3	17535	53	8800	1,3	154	87
33	588	9	41	19	23	3,8	29370	63	12300	1,3	189	132
34	591	8	21	15,5	17	3,4	17280	59	7400	1,3	181	111
35	512	10	31	11	9	3,3	5290	52	3000	1,4	116	99
6	548	12	42	20	15	3,8	24770	68	10400	1,2	-	198
15	475	10	68	17	25	2,2	21520	38	12300	1,2	115	129
25	533	17	53	21	24	2	16750	28	11500	1,2	152	133
36	339	6,5	21	15,5	14	3,4	17675	61	8000	1,2	171	159
37	84	4	32	15	23	3,3	31580	75	12800	1,4	146	136
38	179	6	16,5	13	19,5	2,6	12565	42,5	10500	1,2	194	176
39	663	8,5	46,5	23	23	3,2	33720	53	15650	1,3	139	152
40	598	9	18	15	15	2,8	12417	36,5	7800	1,2	79	148
41	57	3,5	13	9,5	13	4	14385	104	5950	1,1	227	136
42	51	5,5	23,5	13,5	23,5	2,7	23305	65,5	11700	1,2	186	102
43	53	10	23,5	14,5	18,5	4	24610	101	9200	1,2	192	168
44	260	20	68	19	23	2,8	25570	51	13900	1,2	168	269
45	64	12	22	12	13,5	3,6	14980	79	6200	1,3	174	140
46	92	6	19	12	11	4,3	15330	91	6400	1,2	165	126
47	594	10	51	19	17	2,5	16710	45	9600	1,2	142	156
48	558	5	38	14	20	2,7	16850	46	9000	1,2	203	126
49	622	11	45,5	17,5	30	2,3	20450	32	12650	1,4	229	157
50	600	6	47	16,5	25,5	3,1	27715	64,5	13400	1,3	227	149
51	98	6	25	13	23	2,4	15730	52	9500	1,1	187	139
52	596	7	39,5	22	20,5	2,9	19785	42	11550	1,6	148	130
53	682	7,5	27,5	20,5	19	2,5	22410	47	11000	1,2	146	206
54	595	4,5	54	22	31	2,6	37070	49	19700	1,1	202	133
55	679	18	40	19	23	2,8	21955	49,5	10500	1,2	186	236
19	551	14,5	46,5	19	26	2,8	25175	45.5	13500	1,2	-	162
22	504	19,5	58,5	17	23,5	3,2	29505	62	14150	1,2	-	240
56	567	11	66	16	18	2,6	16630	49	9500	1,2	-	170
57	657	13	45	16	21,5	1,9	16370	35	10550	1,2	-	223
58	543	19	63	18	21	3,4	39800	88	15000	1,2	-	320
59	493	16	69	19	25	2,8	30780	57	14700	1,3	-	233

Tableau 73 : Principaux paramètres des toiles tissées par des femelles adultes vierges chez *Araneus suspicax*

Les numéros renvoient aux tableaux précédents et aux suivants. Femelles matures à la septième mue (26 à 35); femelles matures à la huitième mue (6 à 55) et femelles récoltées sub-adultes dans la nature (19 à 59). **Mo** : moment en minutes; **DR** : durée pose des rayons; **DS** : durée pose de la spirale définitive; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires infères; **E** : écartement moyen des spires en mm; **SC** : suface captrice en mm2; **Ma** : surface de la maille moyenne en mm2; **LF** : longueur fil en mm; **A** : rapport des axes; **R** : distance retraite-moyeu en mm; **P** : poids au moment de la mue (indice de taille).

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Scen	Scad	Ma	LF	A
7M	551	10	37	15	17	3,4	16520	1200	10400	57	8300	1,2
8M	508	8	35	17	21	2,8	20590	1500	8610	51	11100	1,2
MW	ns	0,05	ns	0,05	0,001	0,001	0,01	0,01	0,05	0,01	0,001	ns

Tableau 74 : Toiles des femelles adultes à la septième mue et celles des femelles adultes à la huitième mue chez *Araneus suspicax*

7M : femelles matures à la septième mue; **8M** : femelles matures à la huitième mue. **MW**˙: test Mann Whitney; ns : non significatif. **Mo** : moment en minutes; **DR** : durée pose des rayons; **DS** : durée pose de la spirale définitive; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires infères; **E** : écartement des spires en mm; **SC** : suface captrice en mm2; **Scen** : surface du centre en mm2; **Scad** : surface du cadre en mm2; **Ma** : surface de la maille moyenne en mm2; **LF** : longueur fil en mm; **A** : rapport des axes.

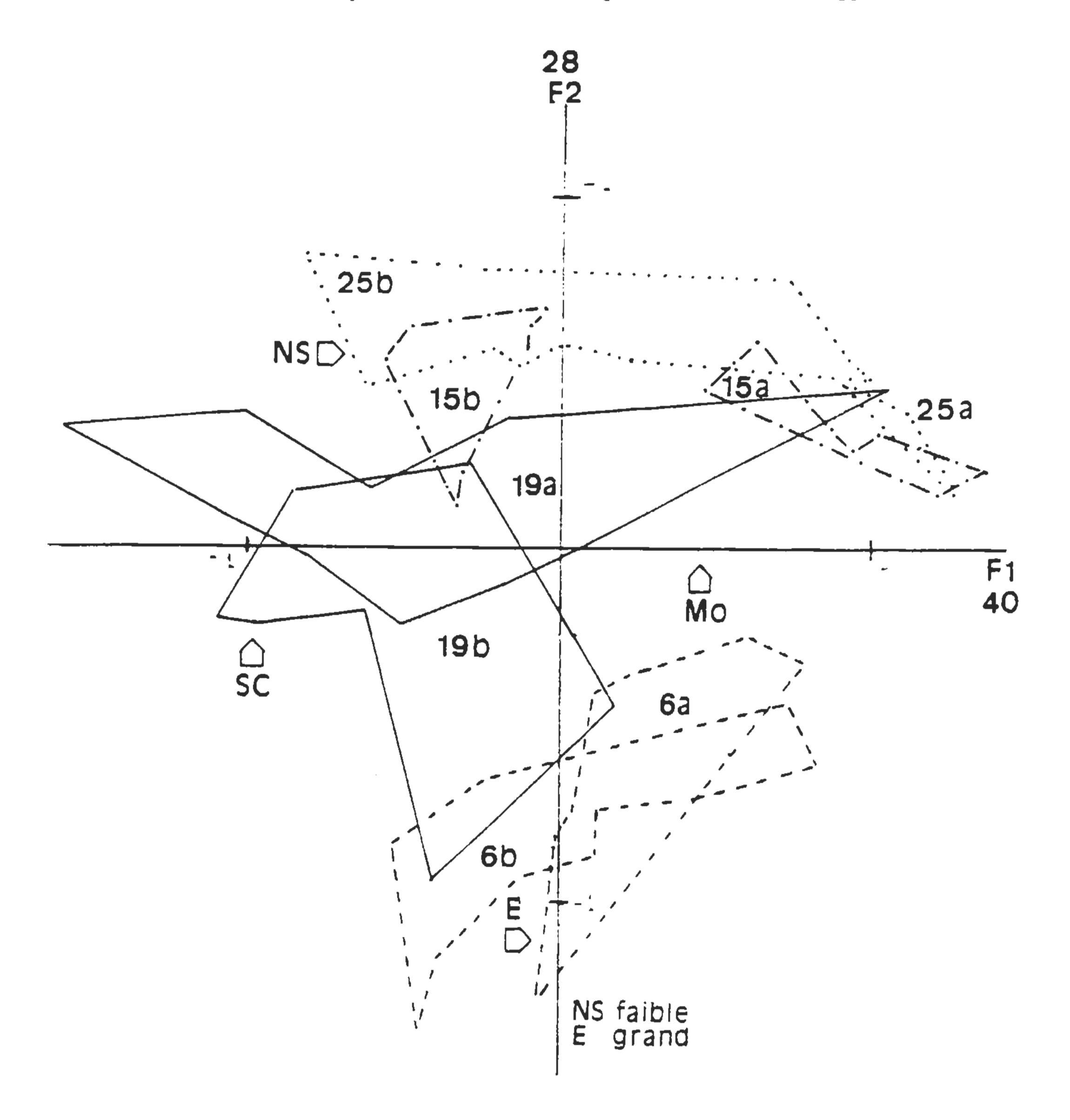


Figure 68 : Représentation des résultats de l'A.C.P. des toiles du stade sub-adulte et du stade adulte chez *Araneus suspicax*

Les numéros renvoient au tableau73 . **F 1** (40% de la variance) oppose les constructions de fin de la nuit à surface réduite (toiles des subadultes, a) aux constructions plus précoces à surface captrice importante (toiles des adultes, b). **F 2** (28% de la variance) traduit la stabilité de l'écartement des spires et de la surface de la maille pour un individu donné, et fait ressortir les différences entre individus. **S C** : surface captrice; **N S** : nombre de spires infères; **E** : écartement moyen des spires: **Ma** : surface moyenne de la maille.

3.4.2.3 - Adultes fécondées

Vingt-six femelles de l'élevage ont été enregistrées après la fécondation (leur descendance étant fertile; 178 toiles). De plus, dix femelles recueillies dans la nature se sont avérées fécondées (110 toiles; tableau 75).

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A	R
26	564	8	60	19	33	3,3	46300	65	20700	1,3	230
27	548	9,5	46	15	20	3,1	18685	56	9850	1,4	2,4
29	611	14	61	17	18	3,5	26720	65	11200	1,4	226
30	500	18	82	20	23	4,1	39660	70	16300	1,3	226
31	525	13	43	16	19	3,8	24660	69	11300	1,5	148
33	600	12	36	16	18	3,9	24310	66	11000	1,2	185
34	593	7,5	42	18	25	2,4	16955	41	10700	1,3	226
15	586	17	67	20	27	2,6	28860	51	1800	1,3	175
25	548	20	90	25	39	2,1	44550	41	23200	1,1	185
35	582	10	36	18	16	3,4	25970	59	12100	1,2	221
36	520	8,5	63	20	30	2,5	35610	51	19800	1,4	177
37	576	7	35	18	22	2,7	22600	47	11600	1,2	224
38	543	12	52	22	32	3,0	29860	52	16300	1,2	265
39	556	9	52	19	27	3,3	38510	66	17600	1,3	208
40	578	9,5	43	15	17	3,7	19540	68	8900	1,3	188
41	576	16	34	20	27	2,1	25490	51	13500	1,1	171
42	408	9	28	16	16	4,2	29850	98	9350	1,1	236
43	512	16	68	15	20	3,2	18360	58	8200	1,2	176
44	483	20	40	15	16	3,9	20545	73	8150	1,4	171
45	557	11	30	14	13	3,9	14760	74	7000	1,4	125
48	596	16	69	21	25	2,9	28280	50	13600	1,2	214
49	608	9	32	13	16	2,7	11490	46	6600	1,3	169
53	578	10	62	22	28	2,5	26760	42	15800	1,5	152
54	564	6	57	23	33	2,0	27000	32	18100	1,3	146
55	537	10	58	21	33	2,5	29460	45	18600	1,3	209
56	676	15	66	19	32	2,6	34810	53	17900	1,1	237
19	566	19	36	8,5	6,5	3,2	5469	61	3150	1,2	
61	488	14	66	19	18	2,9	28675	58	12400	1,0	
62	648	9	23	14	9	2,8	11440	58	5500	1	
63	700	13	52	17	18	2,9	16920	48	9500	1,2	
64	622	15	70	19	32	2,6	39480	58	18500	1,3	
65	602	15	60	19	32	2,3	26080	40	15550	1,3	
66	559	13	65	20	34	2,7	37400	55	18900	1,2	
67	611	12	70	18	32	2,4	29105	42	16850	1,2	
68	580	10	68	20	32	2,5	35260	50	17650	1,4	
69	540	21	77	19	27	2,4	29070	47	15800	1,3	

Tableau 75 : Principaux paramètres des toiles tissées par des femelles fécondées chez *Araneus suspicax*

Mêmes légendes que pour les tableaux. Les numéros renvoient aux tableaux précédents. Femelles matures à la septième mue (26 à 34); femelles matures à la huitième mue (15 à 56) et femelles récoltées dans la nature (19 à 69).

Tous les paramètres mesurés des toiles de femelles fécondées sont significativement supérieurs à ceux des toiles des femelles vierges, à l'exception de l'écartement des spires. En particulier, la surface de la spirale captrice augmente de l'ordre de 30%. Cette modification est illustrée par la représentation des résultats de l'analyse en composantes principales (ACP), dans le plan constitué par le premier et le deuxième facteur, des toiles de cinq femelles vierges puis fécondées (figure 69).

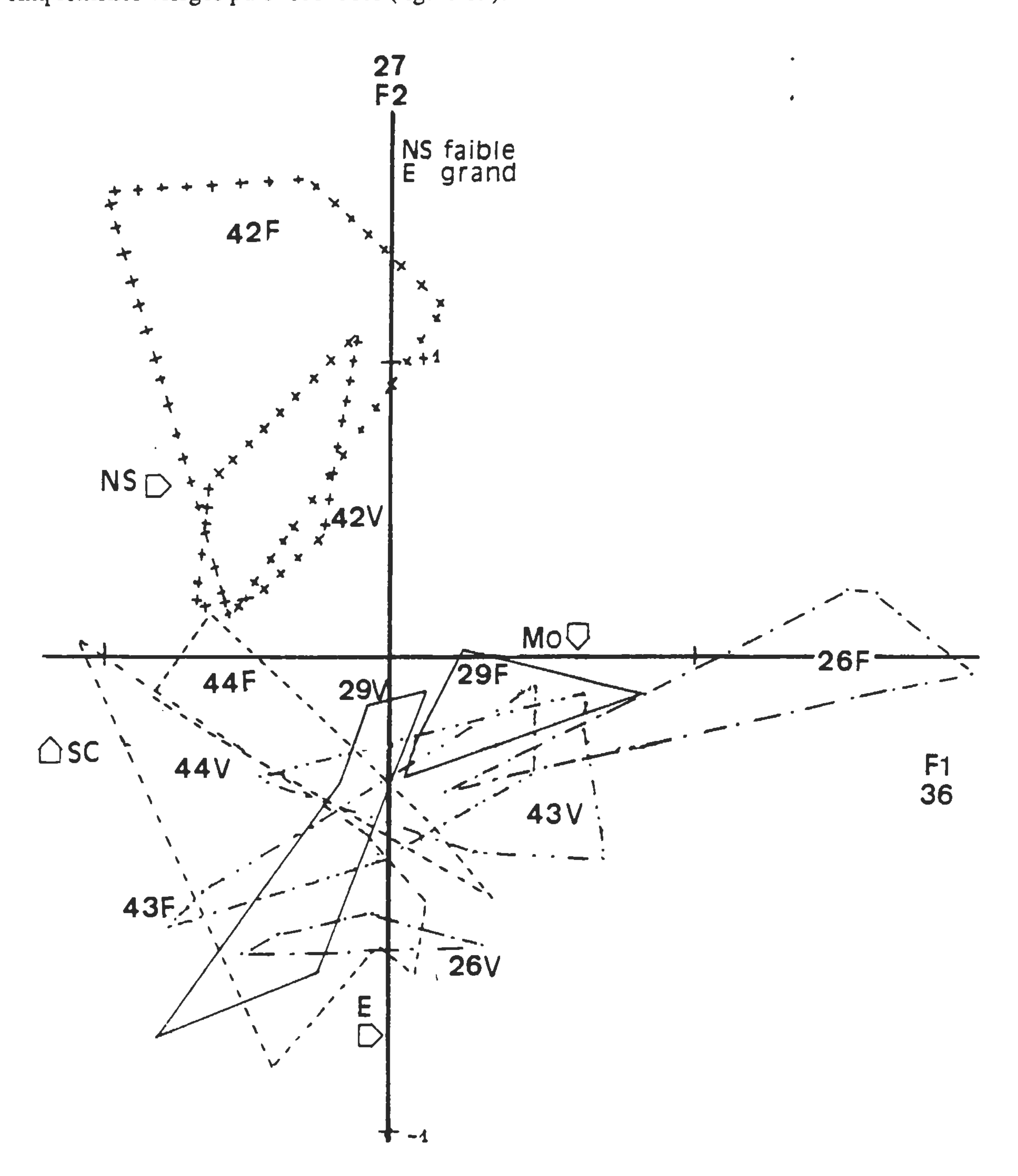


Figure 69 : Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales des toiles de femelles vierges et fécondées chez *Araneus suspicax*

Les numéros renvoient au tableau et au texte. Les toiles d'une même femelle vierge (V) puis fécondée (F) sont représentées par le même figuré. **F 1** : 36% de la variance, oppose les toiles à longueur de fil élevée et écartement des spires faible aux toiles à longueur de fil faible et écartement important. **F 2** : 27% de la variance, distingue les toiles à maille large et petit nombre de spires des toiles à maille étroite et grand nombre de spires. **Ma** : surface moyenne de la maille: **E** : écartement moyen des spires; **L F** : longueur de fil; **N S** : nombre de spires.

Deux de ces femelles (26 et 29) sont matures à la septième mue et pèsent après la dernière mue, respectivement 170 et 100 mg. Les autres femelles (42, 43 et 44), matures à la huitième mue, pèsent, respectivement, 102, 168 et 269 mg. Le premier facteur (36% de la variance) est caractérisé par l'augmentation du nombre de spires et de la longueur de fil. Le second facteur oppose les toiles à large maille et petit nombre de spires à celles ayant une maille réduite et un grand nombre de spires. Les toiles du même animal avant et après fécondation voisinent dans le plan F1/F2. Chaque individu construit ses toiles avec ses caractéristiques propres, comme nous l'avons noté aux stades antérieurs. Ces caractéristiques ne sont pas dépendantes directement de la taille des animaux; en effet, la femelle 44, qui a la plus grande taille, tisse des toiles avec une longueur de fil comparable à celles des femelles 29 et 42, qui sont les plus petites. Mais, les femelles 44 et 29 ont des toiles aux mailles étroites, alors que la femelle 42 construit des toiles à maille large.

Quinze couples ont été observés au cours de la période d'appariement. Le mâle est introduit juste avant l'extinction des lumières dans la cage d'une femelle où il présente, le plus souvent, une période d'immobilité. Dans la demi-heure qui suit, il commence à tendre des fils du support au bord de la toile de la femelle. Il réalise un comportement de cour qui entraîne la sortie de la femelle de sa retraite et son déplacement vers le bord de sa toile où se réalisent les contacts avec le mâle (il n'est pas possible de préciser le moment de la (des) copulation(s). Ces contacts sont nombreux et cessent à partir du moment de la construction de la toile par la femelle (un seul mâle reprend son comportement de cour après la fin de la construction), lorsqu'elle a lieu. En effet, malgré la présence du mâle, la femelle tisse une toile (onze cas sur quinze). Au cours de la construction, trois des mâles ont tenté d'attirer la femelle. Cette dernière ne s'est jamais arrêtée pendant la pose des rayons et de la spirale provisoire. Par contre, lors de la pose de la spirale définitive, la femelle stoppe sa construction pendant plusieurs minutes pour rejoindre le mâle. Puis, elle reprend la pose de la spirale à l'endroit où elle a cessé. Dans tous les cas, le comportement constructeur s'exprime en fin de nuit, y compris celui des femelles qui tissaient leurs toiles en début de nuit avant la fécondation. Ce changement du moment de construction est alors définitif.

L'effet de la copulation sur la façon et les caractéristiques temporelles des toiles se manifeste dès la première toile construite après l'introduction du mâle dans la cage de la femelle, mais seuls le moment, la durée de pose de la spirale définitive et la surface captrice sont significativement augmentés (comparaison entre la toile avant et après la fécondation; Wilcoxon : n = 16; tableau 76).

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Scen	Scad	Ma	LF
Dv	372	7,5	42	18	23	3	23860	1800	11800	58	12550
PF	570	9	48	17	22	3,1	26180	1950	11400	58	12700
W	0,01	ns	0,01	ns	ns	ns	0,05	ns	ns	ns	ns

Tableau 76 : Comparaison de la toile précédant la fécondation à celle lui succédant chez *Araneus suspicax*

D V : dernière toile avant fécondation; **P F** : première toile après fécondation. **W** : test de Wilcoxon avec seuil de signification; ns : non significatif au seuil 0,05.

La présence d'un mâle (et/ou la copulation ?) modifie(nt) le comportement constructeur des femelles fécondées tant au niveau temporel qu'au niveau de la façon de la toile, dès la première toile suivant l'appariement. Les toiles post-fécondation sont construites en fin de nuit, leur durée de construction augmentent ainsi que les nombres de rayons et de spires, que la surface captrice et que la longueur de fil. Par contre, l'écartement des spires et la surface moyenne de la maille restent stables (tableau 77). La question se pose, alors, de savoir si ces modifications du comportement constructeur sont dues au comportement de cour ou plus précisement à la copulation.

3.4.2.4 - Effet de l'appariement

Nous avons apparié huit femelles adultes vierges et des mâles sexuellement matures mais dont les bulbes copulateurs ont été sectionnés.

L'absence des bulbes copulateurs ne semble pas modifier le comportement de cour des mâles, ni son efficacité pour entraîner la femelle au bord de sa toile et lui faire adopter la position d'accouplement caractéristique. Le contact des deux animaux se réalise plusieurs fois et le mâle rapproche ses pédipalpes mutilés de l'épigyne de la femelle. Les périodes de cour sont abondantes jusqu'au moment de la construction de la toile par la femelle et rares après, comme cela a été observé avec des mâles normaux. Six des huit femelles construisent une toile dès la première nuit en présence du mâle. Nous retrouvons, dans deux cas, des arrêts de la femelle de plusieurs minutes (jusqu'à trente minutes) au cours de la pose de la spirale captrice, avec rencontre du mâle. A la fin de celle-ci, la femelle reprend la construction à son point d'arrêt. Aucune prédation n'a été constatée et deux de ces mâles étaient en contact étroit avec la femelle dans sa retraite le lendemain.

La comparaison des toiles de la femelle vierge avec celles de la même femelle appariée avec un mâle bulbectomisé ne met en évidence aucune différence significative au seuil 0,05 (tableau 77). Par contre, les toiles tissées dans ces deux situations diffèrent significativement de celles construites par les mêmes femelles après qu'elles aient été mises en présence d'un mâle intact. Mais, dans toutes les situations, la distance interspire et la surface de la maille restent stables.

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF
V	530	6,5	27,5	14	19	2,8	17520	53	9500
SP	226	8	25	15	21	3,2	20100	61	10200
F	580	9	41,5	18	24,5	3,3	28500	62	14500
V/SP	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
SP/F	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	ns	0,05	ns	0,05
V/F	ns	0,05	0,05	0,05	0,05	ns	0,05	ns	0,05

Tableau 77 : Comparaison des toiles tissées par des femelles vierges, puis appariées, successivement, avec des mâles bulbectomisés, et avec des mâles intacts

V : toiles de femelle vierge; **SP** : toiles de femelle appariée avec un mâle sans bulbe copulateur; **F** : toiles de femelle fécondée. **V/SP**, **SP/F** et **V/F** : test de Mann Whitney et seuil de signification. **Mo** : moment de construction; **DR** : durée de pose des rayons; **DS** : durée de pose de la spirale captrice; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **SC** : surface captrice; **Ma** : surface de la maille; **LF** : longueur de fil.

Les mâles sans pédipalpes ont un comportement de cour tout aussi efficace que les mâles intacts. Ils sont capables de se faire reconnaître par les femelles, d'inhiber leur comportement prédateur, et d'amener les femelles à accepter l'accouplement. Ils ne peuvent, bien entendu, copuler. Mais, leurs stimulations kinesthésiques (et peut-être chimiques) ne sont pas suffisantes pour provoquer le déclenchement de l'ovogénèse et les modifications correspondantes du comportement constructeur des femelles. Ces dernières sont la conséquence de la copulation. Ceci nous amène à postuler l'existence d'un recepteur sensoriel au niveau des voies génitales femelles dont la stimulation, par les organes copulateurs du mâle, lors de l'intromission, déclencherait l'ovogénèse.

3.4.2.5 - Toiles nocturnes et diurnes

Les toiles partiellement ou complètement diurnes sont construites en un temps plus court que les toiles nocturnes (3.3.2.3). Leur taille est fortement réduite. Cette

réduction se traduit par une diminution du nombre de rayons, du nombre de spires et des surfaces, en particulier de la surface captrice. Par contre, l'écartement des spires et la surface de la maille ne sont que peu affectés (tableau 77 et figure 70).

	DR	DS	NR	NS	E	SC	Scen	Scad	Ma	LF
N	12	46,5	19	23	2,62	20410	1300	1,2E4	45	11600
D	7	26	16	18	2,62	12560	1200	1,1E4	44	7200
MW	0,01	0,01	0,01	0,01	ns	0,01	0,05	0,05	ns	0,01

Tableau 78 : Comparaison des toiles nocturnes et diurnes chez *Araneus suspicax*
N : toiles nocturnes (médiane des moments de construction : 610 mn); **D** : toiles diurnes (médiane: 720 mn). **MW** : test de Mann Whitney avec seuil de signification; ns au seuil 0,05. **D S** : durée de pose de la spirale captrice; **NR** : nombre de rayons; **N S** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **S C** : surface captrice; **Scen** : surface centre; **Scad** : surface cadre; **Ma** : surface maille; **LF** : longueur de fil.

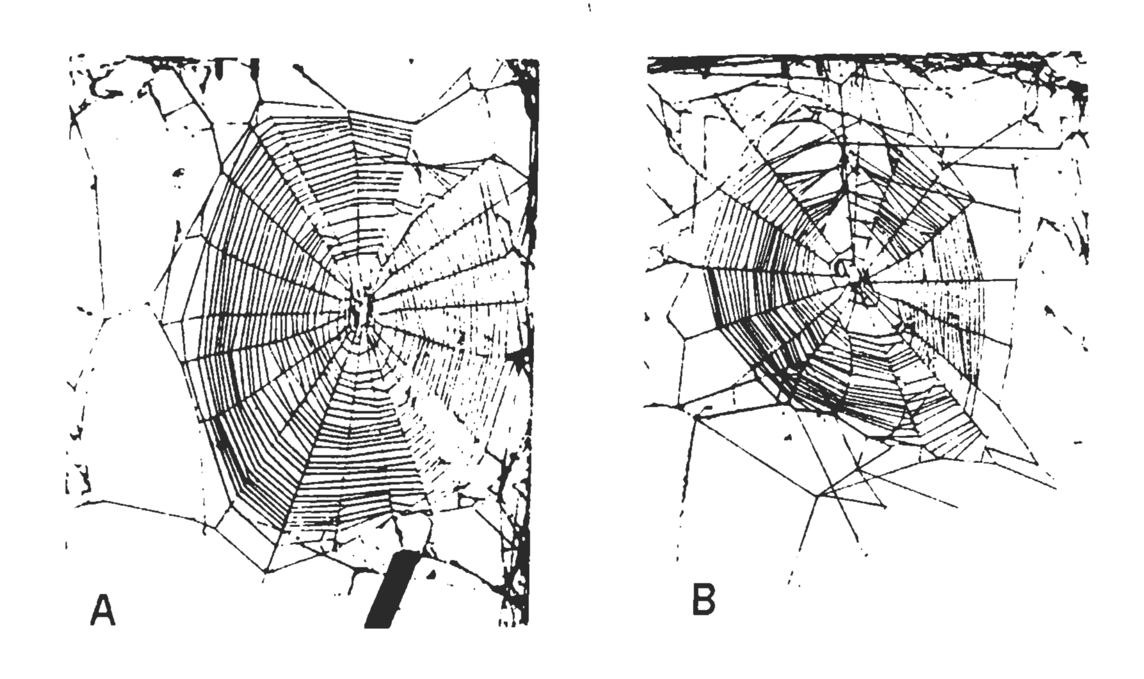


Figure 70 : Toiles nocturne et diurne tissées par le même individu chez *A. suspicax*
A : toile nocturne; **B** : toile diurne.

L'effet de l'éclairement sur les constructions est plus marqué chez l'adulte que chez les juvéniles (comparer le tableau 68 et le tableau 77). Pour avoir une idée de la rapidité d'exécution des principales phases du comportement, deux indices spatio-temporels peuvent être définis :
- la vitesse de pose des rayons (VR) : nombre de rayons posés par unité de temps (minute), VR = NR/DR,
- la vitesse de pose des spires (VS) : nombre de jonctions rayons-spires réalisés par unité de temps, VS = (NRxNS)/DS.

Ces vitesses ne diffèrent pas significativement entre les toiles nocturnes (TN) et les toiles diurnes (TD) chez les juvéniles (TN : VR juvéniles = 2,2; VSj = 13,5; TD : VRj = 2,5; VSj = 11,6) , alors qu'elles sont plus rapides lors des constructions diurnes chez les adultes (TN : VR adultes = 1,6; VSa = 9,4; TD : VRa = 2,3; VSa = 11,0).

La diminution parallèle de la durée de pose des rayons et du cadre et de la durée de la pose de la spirale captrice lors d'une construction diurne implique que le plan de la toile

est établi avant son tissage. Il y a intégration des données environnementales qui se traduit par la réalisation d'une structure adaptée aux conditions ambiantes. Un éclairement important entraîne la construction d'une toile de dimensions réduites, sauf en ce qui concerne l'espacement des spires et la surface de la maille.

Les constructions diurnes sont peu fréquentes; elles n'interviennent que lorsque l'animal a détruit sa toile précédente au cours de la scotophase sans la reconstruire. Elles sont réalisées, le plus souvent, dés la première heure suivant l'allumage. La vitesse de réalisation des toiles diurnes est plus rapide, pour les adultes, que celle des toiles nocturnes. Elles peuvent, donc, être considérées comme des structures d'urgence permettant à l'animal de disposer d'un piège malgré des conditions défavorables.

3.4.2.6 - Femelles âgées

Les femelles meurent, soit peu de temps après la ponte d'un cocon, soit longtemps après la ponte d'un cocon dont la masse des oeufs est très réduite (57% de cent soixante-huit femelles). Nous avons enregistré des femelles à la fin de leur vie (quarante jours maximum après la dernière ponte) : cinq femelles vierges (quarante-huit toiles) et huit femelles fécondées (cinquante-trois toiles).

	Mo	DSD	NR	NS	E	SC	Ma
VJ	570	43	16	23	3,05	20590	52
VA	507	36	12	16	4	18060	73
FJ	579	49	19	24,5	3,05	27930	53
FA	518	47	16	21	3,34	20450	55

Tableau 79 : Principales différences entre les paramètres des toiles des femelles vierges et celles des femelles fécondées chez *Araneus suspicax*

VJ : jeunes femelles vierges; **VA** : femelles vierges âgées; **FJ** : femelles fécondées jeunes; **FA** : femelles fécondées âgées. **Mo** : moment de construction; **DSD**: durée de pose de la spirale définitive; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **SC** : surface captrice; **Ma** : surface de la maille.

Une seule de ces femelles est morte en enregistrement. Elle présente les durées de construction les plus faibles (dix et quinze minutes pour la pose de la spirale captrice). De plus, la fréquence de construction est très faible (2/10). Les nuits sans construction, l'animal ne sort pas de sa retraite. Mais l'aspect phasique du comportement n'est pas affecté. Cependant, des arrêts de plusieurs minutes se produisent au cours de la pose des rayons et des fils de cadre (chez six femelles sur treize; vingt toiles sur cent une observées). Chez une femelle, la phase de pose des rayons et des fils de cadre est totalement morcelée en périodes courtes, de l'ordre de la minute, séparées par des arrêts plus longs. La phase de pose de la spirale captrice est aussi affectée par des pauses, mais elles sont moins nombreuses que celles de la phase précédente. Si ces arrêts ne se retrouvent que rarement chez les autres femelles, la pause, qui caractérise le passage de la pose de la spirale provisoire à la spirale captrice, a tendance à augmenter avec l'âge. Enfin, la phase de réorganisation du moyeu, à la fin de la construction, est souvent absente (figure 71).

Les femelles vierges âgées construisent plus tôt que les jeunes femelles vierges. Chez les premières, les durées de construction sont plus faibles, ainsi que le nombre de rayons, le nombre de spires et la surface captrice. Le nombre de tours pendulaires augmente fortement malgré la diminution de la durée de construction (jeunes : m = 6; âgées : 9; MW : $p < 0,001$). En conséquence, la relation, qui existe chez les jeunes araignées entre nombre de spires pendulaires et durée de construction, disparait. L'écartement des spires et la maille sont supérieurs et atteignent des valeurs très importantes. Ces espacements deviennent très irréguliers chez les femelles âgées (figure 71). Enfin, la toile précédente n'est, soit pas détruite et subsiste à côté de la nouvelle toile

tissée, soit que très partiellement détruite et réutilisée (figure 71).

Nous retrouvons des différences comparables entre toiles de femelles vierges et celles de femelles fécondées, qu'elles soient jeunes ou âgées (tableau 79). Cependant, chez les femelles fécondées âgées, la surface captrice des toiles reste voisine de celle des toiles des jeunes femelles vierges, et l'écartement des spires augmente moins que chez les femelles vierges âgées ainsi que la surface de la maille. Les femelles âgées tissent donc des filets de petite taille à grandes mailles. Mais la sénescence est plus accentuée chez les femelles vierges que chez les femelles fécondées, bien qu'elles aient la même longévité. L'augmentation de la taille de la maille s'explique aisément par la diminution simultanée du nombre de rayons, du nombre de spires et l'allongement des distances interspires. Or, la déplétion des glandes séricigènes conduit les araignées à construire des toiles à large maille (Witt et col., 1968). Par contre, au cours des autres stades, les distances interspires ne changent qu'avec la taille des pattes locomotrices, taille qui ne varie pas chez les femelles adultes. De plus, l'espacement des spires devient trés irréguliers, ainsi que celui des rayons. De tels troubles sont observés dans les toiles construites par des araignées ayant absorbées une solution de dextro-amphétamine (Witt, 1971). Cet auteur a conclu, après une analyse cinématographique de telles constructions, que la d-amphétamine bloquait l'intégration des informations recueillies lors des mouvements de contrôle (balayage) de l'une des premières pattes au cours de la pose de la spirale captrice.

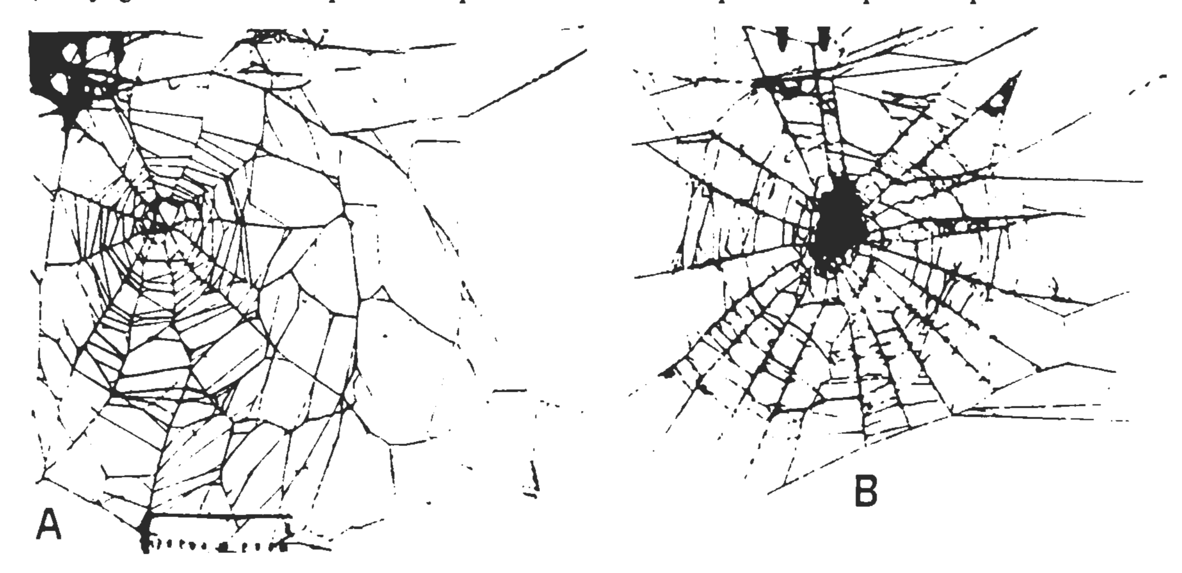


Figure 71 : Toiles de femelles âgées chez *Araneus suspicax*
A : toile avec conservation d'une part importante de la précédente: **B** : toile caractérisée par l'absence de la phase de réorganisation du moyeu. Dans les deux cas, malgré la conservation de la "géométrie" d'une toile, l'espacement des rayons et des spires sont très irréguliers.

Avec l'âge, sauf cas rares, l'organisation phasique du comportement est maintenue; la première phase (pose des rayons et des fils de cadre) est alors la plus fréquemment affectée. Cependant, la fréquence de construction diminue et l'animal âgé ne quitte pas sa retraite les nuits sans construction. Par ailleurs, la perception de l'espace et/ou la coordination motrice ou les processus d'intégration des informations, d'une part, s'altèrent et, d'autre part, la synthèse de soie diminue.

3.4.2.7 - Effet de la ponte

Nous avons vu que la durée de construction est fortement réduite avant la ponte d'un cocon (3.3.2.3). De la même façon, la toile pré-ponte (comparée aux autres toiles de l'interponte et à la toile post-ponte) est caractérisée par un nombre faible de

spires et de rayons et une diminution marquée de la surface de la spirale captrice et de la longueur de fil, alors que l'écartement des spires et la maille ne sont pas affectés. Cette toile est construite plus tôt que la toile post-ponte et que les autres toiles de l'interponte. Les toiles de l'interponte, par contre, et la toile post-ponte sont comparables (tableau 80).

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF
TAv	525	32	14	19	2,7	14255	48	8300
TAp	588	54	19,5	27	2,5	25685	46	13500
A	574	62,5	19	31	2,6	29480	50	16600

Tableau 80 : Toile pré-ponte et toile post-ponte chez *A. suspicax*

TAv : dernière toile tissée avant la ponte; **TAp** : première toile tissée après la ponte; **A** : médianes des autres toiles de l'interponte. Effectif étudié : trente et une toiles avant et après. Tests de Wilcoxon entre TAv/TAp et entre TAv/A : Mo, DS, NR, NS, SC et LF sont significativement différents au seuil 0,001; E et Ma : non significatif au seuil 0,05; TAp/A : tous les paramètres sont non significatif au seuil 0,05.



Figure 72 : Exemple de toile précédent la ponte d'un cocon ou une exuviation chez *Araneus suspicax*

Une partie plus ou moins importante de la surface captrice de la toile précédente est conservée.

L'écartement des spires et la maille ne sont que peu affectés par la modification brutale du poids. Ainsi, la toile post-ponte, tissée par un animal dont le poids a décru, au moins, de moitié, conserve, malgré une légère diminution, un espacement inter-spires et une maille non significativement différents de ceux des autres toiles.

<u>La réduction de la taille de la toile est un signe précurseur de la proximité d'un événement physiologique dans la vie des araignées (exuviation et ponte).</u> Elle est le résultat soit d'une réduction de l'activité motrice soit d'une diminution du matériel de construction disponible. Nous pensons que l'exuviation entraîne une réduction de l'activité motrice liée au changement de cuticule et de taille des animaux (dans ce cas les toiles avant et après la mue sont affectées) alors que seule la toile avant la ponte a une taille fortement réduite, résultat d'une diminution du matériel de construction disponible. En effet, la ponte d'un cocon est coûteuse en soie. La femelle, d'une part, remanie sa retraite et, d'autre part, entoure les oeufs d'enveloppes protectrices, dont le poids varie entre 3 à 7 mg (environ 5% du poids total du cocon; 1.3.2.7). Cette masse de soie est considérable comparée à celle nécessaire à la construction d'une toile (entre 0,1 et 0,5 mg chez *Araneus diadematus*; Witt, 1971). Cette soie est produite par les glandes tubuliformes, différentes de celles intervenant dans la synthèse des soies nécessaires à la confection d'une toile. <u>La synthèse de la soie du cocon se fait au détriment de celle de la soie des toiles.</u> <u>Cette</u>

<u>réduction du matériel disponible pour la construction est confirmée par la réutilisation fréquente d'une partie de la spirale captrice de la toile précédente (figure 72) et par la très petite taille des toiles réalisées dans les heures qui suivent la ponte, alors que dès le jour suivant, les toiles redeviennent normales.</u>

3.4.2.8 - Effet de l'alimentation

Gavage

Cinq femelles adultes vierges et cinq femelles fécondées reçoivent cinq mouches dès le début de la période lumineuse, au lieu d'une seule. En effet, dans nos conditions expérimentales, ce nombre de cinq mouches est le nombre maximum que capture une araignée. Au delà, les mouches, qui se prennent dans la toile, se dégagent, le plus souvent, sans déclencher de réactions de l'araignée. La toile de cette dernière est alors fortement endommagée.

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	M	LF	PC	PF
VT	562	16	56,5	18	34	2,94	27670	50	13450		
VG	529	14,5	67	16	33	2,67	22150	51	11650		
MW	1,E-3	0,05	0,01	0,05	ns	ns	0,05	ns	0,01		
FT	584	13	67	19	40	2,45	30160	47	17200	153	269
FG	583	14	71	20	45	2,55	34050	45	19900	210	363
MW	ns	ns	0,01	ns	0,05	ns	ns	ns	0,01	0,05	0,05

Tableau 81 : Toiles tissées par des araignées gavées chez *Araneus suspicax*
VT : femelles vierges témoins; **VG** : femelles vierges gavées; **FT** : femelles fécondées témoins; **FG** : femelles féondées et gavées. **MW** : test de Mann Whitney avec seuil de signification; ns : non significatif au seuil 0,05. **PC** : Poids médian des cocons pondus par une femelle (ligne FT) ou poids médian du (des) cocon(s) pondu(s) au cours de la période de gavage. **PF** : poids médian des femelles après la ponte (ligne FT) ou poids médian des femelles après les pontes au cours de la période de gavage (ligne FG).

Une première différence apparaît entre les femelles vierges et les femelles fécondées: les premières n'ont attrappé que trois mouches alors que les secondes ont capturé les cinq mouches disponibles. Mais toutes ces femelles ont construit régulièrement une toile chaque nuit.

Toutes les femelles vierges ont été gavées dans le courant du premier mois suivant la mue imaginale : période de croissance pondérale importante, qui est suivie par une stabilité du poids des animaux. Cette période se caractérise par une tendance à construire des toiles plus tôt au cours de la nuit. Le gain de poids des femelles vierges gavées est de l'ordre de 10 mg/jour alors que celui des femelles fécondées, dans les mêmes conditions, est de l'ordre de 18 mg/jour. Le ou les cocons pondus par une femelle fécondée, pendant cette période de gavage, sont plus lourds que ceux pondus avant la période de gavage. Le cocon pondu immédiatement après cette période a un poids souvent supérieur au précédent ou au moins équivalent.

Les femelles vierges gavées ont tissé des toiles plus petites que celles des femelles témoins et paradoxalement la durée de pose de la spirale définitive est allongée. Ces toiles ont, en particulier, un nombre de rayons, une surface captrice et une longueur de fil réduites. Leur moment de construction est plus précoce dans la nuit (tableau 81).

Au contraire, les toiles des femelles fécondées et gavées sont plus grandes (DS, NS et LF) que celles des femelles témoins, sans que leurs moments de construction ne soient modifiés.

<u>Suivant l'état physiologique des animaux, leurs réponses comportementales diffèrent.</u> Les femelles vierges, ne produisant pas d'oeufs, ne peuvent que stocker les surplus alimentaires sous forme de réserves. Elles réduisent et ralentissent leur activité

constructrice, ce qui entraîne la limitation de la taille de leur toile et des captures. Elles peuvent ainsi maintenir un poids à peu près stable. Au contraire, les femelles fécondées ont des besoins trophiques supérieurs à ceux des femelles vierges, car elles utilisent une partie de leurs ressources alimentaires à la production des oeufs. Ces femelles fécondées capturent toutes les proies disponibles et augmentent la taille de leur toile. Elles produisent alors des cocons plus gros, mais, le décompte des oeufs n'ayant pas été fait, il est impossible de dire si ces masses plus élevées d'oeufs sont le fait d'une augmentation du nombre ou du poids des oeufs. La tactique des femelles fécondées lors de périodes d'alimentation favorables serait intéressante à connaître.

Privation de nourriture

Huit femelles vierges et cinq femelles fécondées ont été privées totalement de nourriture pendant quinze jours. Pour chaque animal, cinq toiles ont été enregistrées avant et après la période de privation.

Leur activité est fortement réduite. Le taux de construction (nombre de toiles construites sur le nombre de jours de privation) est de 0,27 chez les femelles vierges et de 0,05 chez les femelles fécondées. Cinq araignées ne sont pas sorties de leur retraite pendant plusieurs jours de suite. Les constructions sont réalisées surtout en début de la période de privation. Trois femelles ont cessé toute activité constructrice durant cette période (une vierge et deux fécondées). Deux femelles fécondées sont mortes, l'une au cinquième jour de privation, l'autre au septième jour. La perte médiane de poids par jour est de 2,3 mg/j, correspondant à une perte pondérale de l'ordre de 20% du poids initial en quinze jours.

Chez les femelles vierges, au cours de la période de privation, le tissage des toiles est plus précoce (début de nuit, au lieu de fin de nuit dans les conditions favorables d'alimentation). Tous les paramètres mesurés sur ces toiles décroissent significativement, sauf la durée de pose des rayons et des fils de cadre, l'écartement des spires, la surface de la maille et le rapport des axes qui se maintiennent, malgré une légère diminution (tableau 82). Une telle évolution est perceptible dés la première toile construite, mais elle s'accentue avec le temps de privation. La réalimentation des araignées se traduit par une augmentation des paramètres des toiles, mais au cinquième jour, les toiles n'ont pas encore retrouvées des caractéristiques comparables à celles observées avant la privation.
Les femelles vierges, en absence de nourriture, économisent à la fois, sur le temps de construction et sur le matériel de construction, tout en limitant la diminution de la taille de leurs toiles en maintenant des écartements de spires et une surface de maille élevés. Le retour à la situation normale d'alimentation se traduit par une restauration progressive de la taille des toiles.

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
VAv (1)	532	11	46	18	34	2,42	204,5	50,5	126,7	1,22
VSN (2)	268	10,5	28	13,5	22,5	2,21	92,6	39,0	71,6	1,21
VAp (3)	482	9,5	46	16	31,5	2,28	167,2	44,3	97,8	1,17
MW 1-2	0,05	ns	0,01	0,05	0,05	ns	0,01	ns	0,01	ns
MW 2-3	0,05	ns	0,01	0,05	0,05	ns	0,05	ns	0,01	ns
MW 1-3	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Tableau 82 : Caractéristiques des constructions réalisées en privation de nourriture chez *Araneus suspicax*

VAv : femelles vierges, avant la période de privation; **VSN** : femelles vierges privées de nourriture: **VAp** : femelles vierges, après la privation; **MW** : test de Mann Whitney, ns : non significatif au seuil 0,05. **Mo** : moment de construction; **DR** : durée de pose des rayons et des fils de cadre, en mn; **DS** : durée de pose de la spirale captrice, en mn; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires infères: **E** : écartement des spires, en mm; **SC** : surface captrice, en cm2; **M** : maille, en mm2; **LF** : longueur de fil, en cm: **A** : rapport des axes.

Toutes les femelles fécondées ont pondu un cocon pendant cette période de privation. Le poids de ces cocons (99,2 mg) est inférieur au poids médian de tous les cocons de la femelle (165,5 mg). Le poids d'une femelle après cette ponte est le plus faible observé pour cet animal (poids médian des femelles, après la ponte, en absence de nourriture = 155,7 mg; poids médian des femelles alimentées, après la ponte = 207,1 mg). Il augmente à nouveau par la suite avec la reprise de l'alimentation. Les effets de l'absence de nourriture persistent, plusieurs jours, après la reprise alimentaire.

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
FAv	553	13	56,5	17,5	36	2,82	287,8	64,7	91,7	1,35
FSN	530	15,5	53,5	20	41,5	2,41	224,5	43,9	132,6	1,29
MW	ns	ns	ns	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	ns

Tableau 83 : Caractéristiques des constructions réalisées en privation de nourriture par des femelles fécondées d'*Araneus suspicax*

FAv : femelles fécondées avant la privation; **FSN** : femelles fécondées privées de nourriture; **MW** : tests de Mann Whitney; ns : non significatif au seuil 0,05; **Mo** : moment de construction; **DR** : durée de pose des rayons et des fils de cadre, en mn; **DS** : durée de pose de la spirale captrice, en mn; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires infères; **E** : écartement des spires, en mm; **SC** : surface captrice, en cm2; **Ma** : maille, en mm2; **LF** : longueur de fil, en cm; **A** : rapport des axes.

Chez les femelles fécondées, en période de jeûne, les toiles tissées sont très différentes de celles des femelles vierges. En effet, le moment de construction tend à devenir plus précoce au cours de la nuit, comme chez les femelles vierges, mais si la surface captrice diminue, le nombre de rayons, le nombre de spires et la longueur de fil augmentent. De plus, l'écartement des spires et la surface de la maille diminuent (tableau 83). Les femelles fécondées, qui tissent moins souvent que les femelles vierges, construisent des toiles, au maillage étroit, et qui sont plus coûteuses en matériel de construction que celles des femelles vierges. Ceci pourrait expliquer la mortalité plus élevée observée dans cette condition. Elles économisent sur le renouvellement des toiles et tendent à maintenir une toile dont les caractéristiques sont proches de celles construites lors des périodes d'alimentation favorables. Dans aucun des cas, nous n'avons observé de changement de site de retraite chez ces araignées affamées.

Une femelle fécondée a été soumise à une période de privation de quinze jours et ses toiles détruites expérimentalement juste avant l'extinction. Elle a pondu un cocon le septième jour (49 mg; le précédent, pondu neuf jours plus tôt, pesait 217 mg). Elle a construit une nouvelle toile chaque nycthémère précédant la ponte et n'a plus reconstruit après la ponte. La perte pondérale journalière est de 6,6 mg/j, soit trois fois plus que celle des araignées fécondées privées de nourriture mais conservant leur toile. La destruction de la toile entraîne des reconstructions plus fréquentes. Les toiles tissées dans cette condition présentent la tendance à l'augmentation du nombre de rayons, du nombre de spires et de la longueur de fil, observée pour les toiles des araignées conservant leur toile, mais, contrairement aux précédentes, leur surface captrice et leurs mailles sont plus grandes (tableau 84). La nécessité de maintenir la présence d'une toile capable d'assurer une alimentation suffisante au développement des oeufs se fait aux dépens des réserves alimentaires et des tissus de l'animal. Une étude comparative entre des femelles vierges et fécondées privées simultanément de nourriture et de toile serait nécessaire.

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	M	LF
FT	619	6	27	19,5	31,5	2,26	22550	47	115
FSNtd	595	9	41	21	38	3,34	51800	86	195

Tableau 84 : Toiles construites en privation de nourriture et destruction de toiles par des femelles fécondées d'*Araneus suspicax*

FT : femelle fécondée témoin; **FSNtd** : femelle fécondée, en privation de nourriture et de toile. **Mo**, **DR**, **DS**, **NR**, **NS**, **E**, **SC**, **M**, **LF**, **A** : mêmes légendes qu'au tableau 83.

Les femelles vierges sont plus résistantes à une période de privation alimentaire que les femelles fécondées. Malgré tout, la plupart des animaux est capable de survivre à quinze jours de privation de nourriture. Une résistance comparable à la faim a été mise en évidence chez *Araneus diadematus* (Witt, 1963) et chez *Argiope trifasciata* (Enders, 1972). Chez cette dernière, comme chez *A. suspicax*, la privation de nourriture ne se traduit que par une réduction de la fréquence de renouvellement des toiles, le site de construction n'étant pas modifié. Les résultats concernant la fréquence de construction et les modifications des toiles obtenus chez *Araneus diadematus* (Witt, 1963) sont différents des notres, mais l'auteur a étudié un échantillon non homogène de jeunes araignées et d'adultes (vierges ou fécondées ?). Après six jours de privation, les caractéristiques des toiles n'étaient pas affectées, malgré une perte pondérale de 12%. Cependant, la quantité de matériel soyeux avait diminué de 0,49mg/jour à 0,39mg/jour, indiquant que l'épaisseur des fils de soie avait décru. Après dix jours de privation, les *A. diadematus* avaient perdues 49% de leur poids initial, mais elles tissaient une toile chaque jour. Leurs toiles étaient de petite taille, et présentaient, en outre, une augmentation importante de la surface de la maille. Les mécanismes de résistance à la privation de nourriture varient, donc, suivant la durée de la privation et d'une espèce à l'autre. Ils impliquent, dans tous les cas, l'existence d'interactions entre le comportement, l'état physiologique des animaux, leurs fonctions biochimiques permettant l'adaptation à des variations des conditions de vie. Une étude de la variation de ces mécanismes de résistance serait intéressante d'un point de vue phylogénétique.

3.4.2.9 - Destruction de la toile

Les toiles de quinze femelles adultes vierges et fécondées ont été détruites juste avant le début de la nuit pendant cinq jours successifs. La destruction est réalisée de façon à laisser subsister le cadre de la toile et un fil central sur lequel se rassemble la soie de la toile détruite.

Toutes les femelles ont reconstruit une nouvelle toile après chaque destruction. La destruction entraîne la réalisation de constructions plus précoces au cours de la nuit et cet effet est plus marqué pour les femelles vierges que pour les femelles fécondées (tableau 85). Ces dernières ont tissé de nouvelles toiles de taille équivalente à celle des femelles fécondées témoins, mais avec un réseau de spires moins serré, sans que la maille soit affectée. Les femelles vierges ont réalisé de nouveaux filets de plus grande taille, que ceux de leurs témoins, et à maille plus large. Cependant, les toiles des femelles vierges restent plus petites que celles des femelles fécondées.

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	M	LF
VT	513	13	52	16,5	21	2,65	17935	48	11000
VD	213	16	56	17	23	2,61	21990	52	12600
MW	1,E-3	0,05	ns	ns	0,05	ns	0,05	0,05	ns
FT	574	19	62,5	19	31	2,48	29480	50	16600
FD	542	13,5	64	19	29	2,2	28430	46	16650
MW	0,01	1,E-3	ns	ns	0,05	0,05	ns	ns	ns

Tableau 85 : Comparaison des toiles reconstruites spontanément et des toiles tissées après destruction chez *Araneus suspicax*

VT : toiles de femelles vierges témoins; **VD** : toiles de femelles vierges après une destruction; **FT** : toiles de femelles fécondées témoins; **FD** : toiles de femelles fécondées après destruction. **Mo** : moment de construction; **DR** : durée de pose des rayons et des fils de cadre, en mn; **DS** : durée de pose de la spirale captrice, en mn; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires inferes; **E** : écartement des spires, en mm; **SC** : surface captrice, en cm2; **M** : maille, en mm2; **LF** : longueur de fil, en cm.

Les femelles fécondées pondent des cocons d'un poids comparable que leurs toiles soient détruites ou non (Poids médian des cocons pondus lorsque les toiles sont éliminées = 123,6 (27,1) mg; poids médian des cocons lorsque les toiles sont laissées en place = 121,2 (32,4) mg; Wilcoxon : n = 8; T = 18; ns).

Aucune des araignées n'a abandonné sa retraite ou changé de site de retraite, même après plusieurs jour de destruction répétée de la toile. Enders (1976), après des expériences de laboratoire et de terrain (privation de nourriture, gavage, destruction de la toile, destruction de la végétation autour de la toile) chez *Argiope aurantia* et *Argiope trifasciata*, a conclu que la sélection du site de construction n'est pas fonction de la nourriture disponible (ou prévisible) mais de la physionomie de l'habitat. Nos résultats corroborent le peu d'effet de l'alimentation ou des aléas subies par les toiles sur la fidélité au site de construction chez *Araneus suspicax*.

La destruction de la toile oblige les araignées à dépenser plus d'énergie pour en reconstruire une nouvelle, car elles doivent retrouver des points d'ancrage et rétablir les fils de cadre, qui sont habituellement conservés. L'absence de toile est perçue (lors de la phase d'éveil ?) par *A. suspicax*, ce qui l'amène à en tisser une nouvelle rapidement après le début de la nuit. Une telle réponse à la destruction de toile a été mise en évidence chez des femelles vierges d'*Araneus diadematus* (Ramousse, 1977), mais la toile tissée était alors de plus petite taille. Dans nos conditions où l'alimentation est stable, les femelles vierges d'*A. suspicax*, dont la seule contrainte est de maintenir un poids à peu près stable, construisent ainsi plus tôt dans la nuit, ce qui entraîne la réalisation de toiles de plus grande taille, donc plus coûteuses. Par contre, les femelles fécondées, qui doivent établir un compromis entre les dépenses de construction d'une toile efficace pour la capture et la production des oeufs, réagissent moins rapidement que les femelles vierges à l'absence de toile. Elles limitent ainsi les dépenses de construction tout en maintenant la réalisation de toiles satisfaisantes.

Les réponses à la destruction de la toile, comme celles à la privation de nourriture, soulignent l'importance de la présence (et de l'état) de la toile pour l'araignée. Importance qui trouve probablement son origine dans l'évolution de l'espèce : une toile intacte est indispensable à la nutrition des individus, et la sélection a pu se faire sur cette base.

3.4.3 - Conclusion

Au cours du développement post-embryonnaire, le poids des animaux augmente régulièrement (abdomen extensible), alors que leur taille n'augmente qu'à chaque changement de stade. Lors des derniers stades post-embryonnaires, chaque changement de stade se traduit par une augmentation de la surface captrice, de la longueur de fil, de l'écartement des spires et de la surface de la maille. Par contre, le nombre de rayons et la durée de pose de la spirale captrice restent stables alors que le nombre de spires diminue du stade J5 au stade J7. Chez les femelles adultes vierges tous les paramètres augmentent, sauf les écartements interspires qui restent stables et le nombre de rayons qui diminue. Donc, à chaque changement de taille, consécutif à une mue, tous les paramètres de la toile augmentent à l'exclusion du nombre de rayons et de la durée de pose de la spirale captrice. Seuls l'écartement des spires et la surface de la maille varient immédiatement après la mue. Ces paramètres sont directement sensibles au changement de taille. Les autres paramètres varient progressivement entre les mues.

Au contraire, une réduction marquée de la taille des toiles (sans variation de la surface de la maille) est un signe précurseur de la proximité d'un événement physiologique (mue ou ponte). Elle est le résultat soit d'une réduction de l'activité motrice due au handicap locomoteur qu'impose la présence simultanée des structures anciennes et nouvelles avant la mue et à l'adaptation aux structures nouvelles après la mue, soit à une diminution de la quantité de soie disponible et/ou à un changement des glandes synthétisant cette soie avant la ponte.

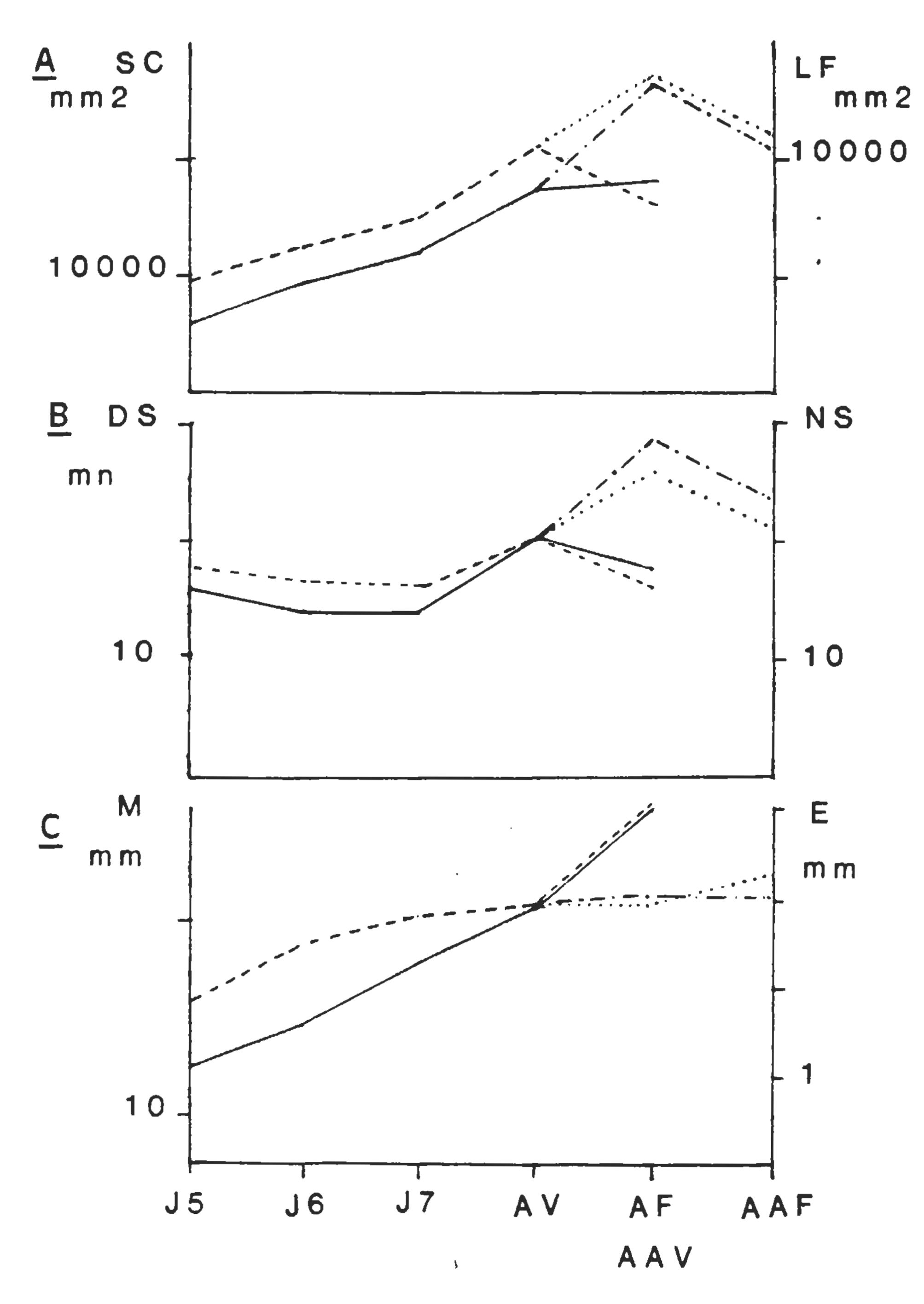


Figure 73 : Evolution des principaux paramètres du comportement constructeur au cours du développement post-embryonnaire chez *Araneus suspicax*

A - traits pleins : surface captrice (SC); après la bifurcation, traits pleins : femelles vierges âgées, traits-points : femelles fécondées jeunes et âgées; traits tiretés : longueur de fil (LF); après la bifurcation, tiretés : femelles vierges âgées, pointillés : femelles fécondées jeunes et âgées. **B** - traits pleins : durée de pose de la spirale captrice (DS); après la bifurcation traits pleins : femelles vierges âgées, trait-points : femelles fécondées jeunes et âgées; traits tiretés : nombre de spires (NS); après la bifurcation, tiretés : femelles vierges âgées, pointillés : femelles fécondées jeunes et âgées. **C** - traits pleins : maille (M); après la bifurcation, trait plein : femelles vierges âgées, traits-points : femelles fécondées jeunes et âgées; traits tiretés : écartements des spires (E); après la bifurcation, tiretés : femelles vierges âgées, pointillés : femelles fécondées jeunes et âgées. **J5, J6, J7** : jeunes 5, 6 et 7; **AV** : femelles adultes vierges; **AF** : femelles adultes fécondées; **AAV** : femelles vierges âgées; **AAF** : femelles fécondées âgées.

Après fécondation, bien que la taille soit stable, le nombre de spires et de rayons, la surface captrice et la longueur de fil augmentent significativement, alors que l'écartement des spires et la surface de la maille restent stables. Ces changements se manifestent dès la première construction suivant la copulation. La fécondation correspond à la mise en route des processus d'ovogénèse qui se traduisent par un accroissement pondéral rapide des animaux jusqu'au moment de la ponte, donc des besoins alimentaires accrus. La taille des toiles de ces animaux augmente lorsque les conditions sont favorables (gavage) et se maintient lorsque les conditions sont défavorables (privation de nourriture), contrairement à celle des femelles vierges qui diminue dans tous les cas. L'accroissement de la taille de la toile chez les femelles fécondées est une adaptation à leurs besoins alimentaires importants, alors que la diminution de la taille des toiles des femelles vierges correspond au maintien d'un poids d'équilibre. A la lumière de ces résultats, nous pouvons reconsidérer l'interprétation de l'expérience de Christiansen et col. (1962). Ces auteurs avaient alourdi de 30% des *Araneus diadematus* par l'addition d'un poids. Ils constataient que ces araignées handicapées construisaient des toiles avec une longueur de fil moindre que celle des toiles témoins. Mais les fils utilisés étaient plus épais. Ils concluaient que la surchage de poids obligeait les araignées à utiliser un fil plus épais pour pouvoir supporter leur poids. Or les femelles fécondées doublent leur poids au cours d'une interponte sans diminuer la longueur de fil utilisée. Il nous faut donc admettre que la surface d'une toile est le résultat de l'interaction entre le poids de l'animal mais son état physiologique. Dans ce cadre, la réduction de la taille de la toile des femelles surchargées s'expliquerait par l'effet combiné de l'augmentation de poids et de la virginité des femelles. Les femelles vierges gavées réduisent la taille de leur toile, et pour ce faire augmenteraient l'épaisseur des fils utilisés. Cette interprétation est confirmée par le fait que des *Araneus diadematus* affamés (dont le poids décroît) tissent des toiles sans changements de taille mais avec des fils plus fins (Witt, 1963). Les fils plus fins observés sur les toiles tissées pendant le vol orbital de Skylab II seraient la conséquence, non pas de l'absence de pesanteur uniquement, mais de la privation de nourriture et de la virginité des femelles. Cette interprétation est d'autant plus vraisemblable que les autres paramètres des toiles en apesanteur n'étaient pas ou peu affectés et que les auteurs concluaient que l'effet de la gravité sur la construction des toiles était moins important que prévu (Witt et col., 1977). Les araignées peuvent moduler la surface de leur toile en fonction de leurs besoins et de leur poids en faisant varier l'épaisseur du fil de soie.

Chez les femelles âgées, la durée de construction, le nombre de rayons, le nombre de spires, la surface captrice, la longueur de fil décroissent que ces femelles soient vierges ou fécondées. Par contre, la maille et l'écartement des spires restent stables chez les femelles fécondées et augmentent de façon importante chez les femelles vierges. Chez ces dernières, la sénescence est plus marquée que chez les femelles fécondées. Ce phénomène peut s'expliquer par une diminution de la synthèse de soie (diminution de la taille), et surtout par l'altération des processus de prise de l'information ou de son traitement (augmentation de l'irrégularité des toiles).

Les paramètres des toiles tissées par un individu évoluent de stade en stade, tout au long de sa vie :

- augmentation progressive de la surface captrice et de la longueur de fil, y compris chez les femelles fécondées. Ces deux paramètres ne dépendent pas du poids des araignées, mais de leurs besoins alimentaires en relation avec leur état physiologique.
- stabilité du nombre de spires et de la durée de pose de la spirale captrice jusqu'au pénultième stade, à partir duquel ces deux paramètres augmentent fortement.
- augmentation brutale à chaque mue (avec la taille) de l'espacement entre les spires et de la surface de la maille jusqu'à maturité sexuelle puis stabilité.
- stabilité du nombre de rayons et diminution de la durée de pose des rayons et du cadre.

La vieillesse est marquée par une diminution de tous ces paramètres sauf de la surface de maille et de l'écartement des spires .

Aucune étude de l'évolution, stade par stade, des paramètres des toiles n'a été réalisée, en dehors de celle de Tilquin (1942) sur le nombre de rayons chez *Argiope*

bruennichi. Chez cette espèce, le nombre moyen de rayons augmente au troisième stade après la sortie du cocon, puis se maintient tout au long de la vie. Witt et Baum (1960) notent chez *Araneus diadematus*, une forte augmentation du nombre de rayons et de spires au deuxième mois, puis une décroissance et chez *Neoscona vertebrata*, une augmentation faible puis une stabilisation du nombre de rayons alors que le nombre de spires s'accroît fortement puis décroît lentement. Par contre, pour ces deux espèces, la surface captrice augmente de façon conséquente et se maintient à ces valeurs. L'imprécision de ces résultats empêche toute comparaison interspécifique fructueuse.

L'analyse en composante principale nous permet de décrire de façon concise la toile individuelle et de repérer les paramètres qui apportent une information redondante. En effet, nous retrouvons au cours de toutes les analyses des regroupements significatifs de paramètres. Ainsi, le moment de construction s'oppose à la durée de pose de la spirale captrice et à un groupe de paramètre structuraux : surface captrice (SC), longueur de fil (LF) et les distances entre fil de cadre et moyeu, dans les quatre directions (HN, HS, VE et VO). Ce facteur est toujours le plus important. De la même façon, les écartements des spires dans les quatre directions (EN, ES, EE et EO) et la surface de la maille (M) s'opposent aux nombre de spires (NSN, NSS, NSE et NSO). Ces deux facteurs expliquent environ 70% de la variance des données expérimentales. Le troisième facteur n'extrait que moins de dix pour cent de la variance, ce qui le rend délicat à interpréter. Il est caractérisé par l'aplatissement de la toile et les distances séparant le moyeu du support supérieur et de la retraite.

Des analyses multifactorielles ont été réalisées chez *Araneus diadematus* (Witt et Reed, 1965; Burch, 1979), et chez *Araneus pima*, *Argiope aurantia* et *Neoscona domiciliorum* (Risch, 1977), mais ces analyses ne portaient que sur les structures de la toile. Ces auteurs ont identifié trois principaux facteurs, comparables aux nôtres, liés à la taille de la toile (surface captrice et longueur de fil), la surface de la maille et la position du moyeu de la toile. Chez *Araneus diadematus* et chez *Zygiella x-notata*, l'importance du moment de construction a été mise en évidence (Ramousse, 1977; Livecchi, 1978). Chez ces deux espèces, comme chez *A. suspicax*, les toiles construites précocement au cours de la nuit ont une grande taille (Ramousse et Le Guelte, 1984). Cette relation devient évidente lorsque nous comparons les toiles nocturnes et diurnes d'un même animal. Ces toiles diurnes sont peu fréquentes et ne s'observent dans les conditions naturelles qu'après une destruction de la toile par une pluie forte ou tout autre facteur. Ce sont des réponses d'urgence qui suppléent à l'absence de toile. En effet, l'absence de toile est perçue par l'araignée qui la remplace au plus vite après la tombée de la nuit. Les araignées, dont les toiles ont été détruites, en construisent une nouvelle plus tôt au cours de la nuit et de plus grande taille. Chez *A. diadematus*, nous avons montré un tel effet de la destruction de la toile (Ramousse, 1977) et la capacité qu'ont les araignées de tisser une nouvelle toile pendant la phase diurne lorsque leur toile est détruite au lever du jour. De la même façon, les *Araneus suspicax* gavées construisent plus précocement que les autres. Or, après la capture de cinq mouches, la toile est très fortement endommagée et ceci entraîne la reconstruction rapide d'une toile de grande taille chez les femelles fécondées. Les variations observées du moment d'expression du comportement constructeur serait dues à la perception de l'état de la toile. Une toile fortement endommagée (signe, le plus souvent, de nombreuses captures) induirait la construction d'une nouvelle toile de plus grande taille. Mais cette réponse adaptée à l'optimisation des captures est modulée par l'état physiologique des individus. Ainsi les araignées affamées reconstruisent bien moins souvent leur toile, et lorsqu'elles le font, la construise plus tôt mais de plus petite taille. La diminution de la taille de la toile est très importante chez les femelles vierges alors que les femelles fécondées maintiennent une toile de dimension plus grande, leurs besoins alimentaires étant supérieurs. Si à la privation de nourriture s'ajoute la privation de toile, les reconstructions ont lieu tous les jours avant la ponte chez une femelle fécondée. Les toiles sont alors de grande taille avec de larges mailles. Des *Araneus diadematus* placées dans de telles conditions pendant six jours conservaient leurs toiles sans changements mais avec une diminution de la quantité de soie utilisée (Witt, 1963). La présence d'une

toile fonctionnelle est une telle nécssité pour l'araignée qu'elle peut dans un premier temps moduler l'épaisseur des fils et, si la pénurie de proies, se prolonge maintenir une production de soie qui se fait alors aux dépens de ses tissus.

D'autres facteurs peuvent modifier le moment de construction d'une toile et le couplage moment de construction/taille de la toile. Ainsi, les toiles pré et post-mue, les toiles des femelles vierges âgées et la toile pré-ponte sont construites plus tôt au cours de la nuit, mais leurs tailles restent faibles. Dans les deux premiers cas, l'activité motrice est réduite et dans le dernier cas, la quantité de soie disponible pour la construction est limitée par les besoins en soie de cocon de la femelle. Inversement, la réalisation d'une toile immédiatement à la suite de la ponte du cocon est toujours tardive, voire diurne. Cette construction cumule le double effet d'un moment de contruction tardif et d'une disponibilité en soie limitée.

L'expression du comportement constructeur et son résultat se caractérisent, donc, par une grande variabilité intra-individuelle. Cette variabilité traduit les capacités adaptatives de l'araignée à ces conditions de vie (présence de proies et état de sa toile) et son état physiologique (importance des réserves alimentaires, contraintes de développement et contraintes liées à l'ovogénèse). Cette plasticité comportementale est rendue possible par la variation du moment de construction de la toile et son corollaire la variation de la surface captrice.

Chez *A. suspicax*, les toiles de chaque individu ont des caractéristiques propres les distinguant de celles des autres individus. Ces caractéristiques individuelles se maintiennent, relativement, de stade en stade. Les individus d'un même cocon élevés dans des conditions similaires se distinguent par leur taille. Les plus grands tissent des filets de grande taille à large maille. Ainsi, les femelles à croissance rapides (matures à la septième mue) tissent des toiles de plus petite taille et à maille plus réduite que celles des femelles à croissance lente (matures à la huitième mue) et qui ont une taille supérieure. Mais comme nous l'avons vu, la surface captrice est dépendante du moment de construction et de l'état physiologique de l'animal alors que la surface de la maille en est indépendante. En effet, la surface de la maille reste constante tout au long d'une intermue, y compris pour la toile qui suit la mue de début de stade et pour celle qui précède la mue de fin de stade. Elle ne varie pas de façon significative, que les toiles d'un individu soient construites de nuit ou de jour. Mais, des individus ayant des tailles voisines peuvent se distinguer soit par l'importance de la surface captrice de leurs toiles (effet de l'histoire actuelle) soit par l'importance de la surface de la maille (histoire individuelle). Donc, l'augmentation parallèle de la maille et de la taille est caractéristique au cours de l'ontogénèse, mais la surface de la maille varie d'un individu à l'autre qu'ils aient la même taille ou non. Il semble, cependant, que les individus élevés dans les mêmes conditions ne diffèrent par la surface de leur maille que s'ils ont des tailles différentes. Et, par contre, que les différences de la surface de la maille n'apparaissent entre individus de même taille que lorsqu'ils ont été élevés dans des conditions différentes. En particulier, le fait d'avoir isolé les araignées dès l'éclosion ou simplement après la dispersion pourrait être déterminant. Ainsi, Burch (1979), qui a mesuré la seconde toile construite par de jeunes araignées élevées dans ces deux conditions, a montré que cette toile (tissée par des juvéniles isolés dès la naissance) avait des mailles plus réduites que celles des toiles réalisées par les juvéniles qui avaient été laissé groupés. La période de vie sociale des juvéniles pourrait avoir un effet à long terme sur le comportement constructeur des araignées qu'il serait nécessaire de vérifier en étudiant des échantillons plus grands d'individus d'un même cocon élevés soit en isolement dès l'éclosion, soit en isolement plus tardif.

La variabilité inter-individuelle (production de toiles dont la surface varie suivant le moment de construction) se double d'une variabilité inter-populationelle (portant sur la surface de la maille). L'existence d'une variabilité inter-populationnelle a été signalée chez *Araneus diadematus* (Witt et col., 1972; Ramousse, 1977) et chez *Zygiella x-notata* (Livecchi, 1978), sans que ses caractéristiques soient clairement définies.

La surface de la maille d'une toile a été souvent considérée comme un élément déterminant les capacités de capture d'une araignée. En effet, la toile suspendue dans le milieu aérien a été considérée comme un tamis. Cette théorie du tamis implique que seuls sont capturées les proies dont la taille est supérieure à celle des pores du tamis. Donc un animal, dans ces conditions, ne peut modifier la taille des proies dont il se nourrit qu'en modifiant les pores de son tamis (Alder et Hancock, 1851, *in* Dral, 1967). Or les résultats de capture de proies, de taxons très différents, chez les *Argiopidae* (Nentwig, 1983), montrent que ces espèces capturent essentiellement des phytophages et des détritophages (99,3 %), de tailles très variées (plus de 50% ont une taille inférieure à 2 mm). Les détritophages prédominent à proximité de l'eau et doivent constituer une part importante de l'alimentation d'*Araneus suspicax*. Les *Argiopidae* (comme les autres araignées à toile) capturent et consomment plus d'insectes ayant des mécanismes chimiques de protection que les araignées errantes. L'épaisseur de la chitine des insectes est, par contre, une protection plus efficace. En milieu naturel, les araignées mangent les proies les plus grosses parmi celles prises dans la toile. Les araignées sont opportunistes au niveau alimentaire, leur alimentation variant avec la composition des proies disponibles selon les circonstances. De plus, comme nous l'avons montré, la surface de la maille et l'écartement des spires, malgré de faibles variations, restent stables au cours d'un stade. Pourtant, l'existence d'une corrélation entre la taille de la maille et la taille des proies capturées par des *Argiopidae* a été proposée par Risch (1977) et Uetz et col. (1978) à partir d'observations de toiles sur le terrain, et montrée par Chacon et Eberhard (1980) à partir d'une toile "artificielle". Murakami (1983) affirme que les proies dont la taille est inférieure à l'espacement des spires passent au travers des toiles et ne sont pas capturées par *Argiope amoena*. Nous avons pourtant observé que des drosophiles se collent au fils des toiles d'*Araneus suspicax* adultes et qu'elles étaient consommées soit au moment de l'impact, soit lors de la destruction de la toile. Par contre, Nentwig (1983) a démontré, avec des toiles artificielles à mailles différentes placées dans le même lieu, d'une part, que la taille des proies effectivement capturées dépend de la taille des proies potentielles et non pas de la maille du piège et d'autre part, que l'économie de matériel soyeux et de temps lors d'une construction avec de larges mailles ne conduit pas nécessairement à la disette. Cependant, cette constatation n'exclut pas la possibilité d'une optimalisation des captures par modification de la surface de la maille, en particulier lorsque les proies potentielles ont toutes la même taille. La corrélation entre maille et proies capturées fait référence à la théorie du tamis. Celle-ci semble insuffisante pour expliquer le comportement constructeur des araignées. Le tamisage n'est qu'un des nombreux mécanismes, qui peuvent interagir, permettant d'expliquer la séparation de particules d'un fluide à l'aide d'un média poreux. En particulier, des filtres industriels permettent de capturer des particules beaucoup plus fines que les pores du filtre. Une théorie plus générale de la filtration, ses implications théoriques et ses applications biologiques ont été développées par Rubenstein et Koehl (1977). Cette théorie n'est que qualitativement applicable aux filtres biologiques. Elle permet, cependant, de préciser les différents mécanismes par lesquels le filtre peut agir. L'efficacité du système dépend des caractéristiques du filtre lui-même (épaisseur, volume, orientation, charge électro-statique, élasticité, présence de mucus et arrangement spatial des fibres constituant le filtre), des caractéristiques des proies (taille, forme, masse, vitesse de déplacement, charge électro-statique, protections morphologiques et comportementales et densité) et du milieu (vitesse, viscosité, densité, température du fluide). Dans ce cadre théorique, les toiles d'araignées, suspendues dans l'air, peuvent être considérées comme des filtres poreux (filtres définis par un rapport élevé entre l'espacement de deux fibres voisines à leur diamètre). Pour ces filtres, l'efficacité de capture du piège augmente avec le volume des fibres. Dans notre cas, la longueur de fil utilisée pour construire une toile donne une bonne approximation du volume de fibre. En réalité, la longueur de fil est deux à trois fois supérieure, car les fils de charpente de la toile sont constitués d'un plus ou moins grand nombre de torons. Ainsi, chez *Araneus sericatus*, les rayons sont formés de deux torons, les fils de cadre de six à huit et les fils d'attachement de la toile, de huit à dix torons; le volume de fibres est de l'ordre de 1/100 de mm3 (Denny, 1976). Par ailleurs, la résistance du filtre augmente proprotionnellement

avec le volume et le diamètre des fibres. Les toiles de grande taille sont donc les plus efficaces. De plus, l'efficacité de capture et la résistance du filtre sont supérieures lorsque les fibres sont arrangées dans un plan perpendiculaire aux déplacements du fluide et des proies que lorsque leur arrangement est tridimensionnel. Or les toiles "géométriques" sont tendues perpendiculairement à des trouées de la végétation qui canalisent les déplacements des proies. Enfin, les fils de la spirale captrice des toiles d'Argiopidés présentent deux caractéristiques : une grande élasticité et un revêtement de mucus adhérent. L'élasticité des fibres absorbe l'énergie cinétique liée aux déplacements de la proie et limitent la détérioration du piège. Donc, l'adhérence d'une proie au piège dépend de sa vélocité, de l'élasticité des fils du piège et de l'efficacité du mucus recouvrant les fils. Un dernier point à souligner, est la nécessité de disposer d'un filtre intact. Or, le retrait des proies capturées entraîne l'altération des propriétés du filtre. Mais, comme nous l'avons vu, le piège est entièrement refait chaque nuit lorsqu'il est abimé. La toile orbitèle est donc un filtre très performant dont les critères les plus plus importants sont le volume des fibres, leur diamètre, leur élasticité et la qualité de mucus les recouvrant. La surface de la maille n'est qu'un critère secondaire. Or contrairement à la surface de la maille, les premiers paramètres cités sont rarement mesùrés bien que les araignées soient capables de construire, d'une part des toiles avec des fils plus ou moins épais (Witt, 1963) et d'autre part, des toiles dont la résistance des fils est variable (Denny, 1976). Des études ultérieures du comportement constructeur devront intégrer la mesure de ces paramètres, mesures difficiles à réaliser toile par toile.

En conclusion, la prise en compte des paramètres temporels du comportement constructeur de toile nous a permis de mettre en évidence l'importance du moment de construction : plus une toile est construite rapidement après la chute de la nuit, plus la surface de cette toile augmente. Cette relation explique la variabilité journalière observée chez un individu. Le moment de construction est d'autant plus précoce que la toile antérieure est plus dégradée : destruction totale (conditions climatiques, proie trop importante ou expérimentale) ou destruction partielle due à la densité des proies effectivement capturées.

Cette adaptation comportementale est modulée par les conditions internes propres à l'animal, se traduisant par la réalisation de différentes tactiques. Leur mise en évidence a été rendue possible par le suivi individuel au cours du développement post-embryonnaire puis de la maturité sexuelle à la mort. Nous pouvons distinguer :

- une augmentation de la surface captrice de la toile (sans modification significative de la taille de l'animal ni de la maille de la toile) lorsque les besoins nutritifs croissent avec le déclenchement des processus de l'ovogénèse et que les conditions d'alimentation sont favorables.

- une diminution de la surface captrice de la toile (sans modification de la maille) lorsque les capacités locomotrices sont affectées (mue), lorsque les besoins en synthèse protéique augmentent (ponte) ou lorsque les conditions alimentaires sont défavorables (privation de nourriture); l'expression de ces deux tactiques pourraient être facilitées par la capacité des araignées à moduler l'épaisseur du fil utilisé lors de la construction.

- La variation de la surface de la maille ne s'observe que dans des conditions critiques : augmentation lorsque la taille des individus croît (après la mue) ou lors de la sénescence quand la taille des toiles est fortement diminuée à la suite des problèmes moteurs de l'animal; diminution lors de la privation de nourriture des femelles fécondées.

A la variabilité inter-individuelle des toiles, se superpose une variabilité inter-cocons. Cette dernière pourrait avoir pour origine les différences de conditions subies par les juvéniles lors de la période de groupement social.

La connaissance de la taille des pattes d'un animal et de son état physiologique ne suffit pas à expliquer toutes les particularités d'une toile, cependant elle permet de prévoir globalement la configuration d'une toile. Si à ces deux critères nous ajoutons un indice de l'état de la toile antérieure ou des conditions de densités des proies, nous pouvons préciser la direction des changements du canevas de la toile au jour le jour. Néanmoins, sans que ces grandes tendances ne soient pour autant remises en cause, d'autres facteurs peuvent

intervenir, parmi lesquels tous les éléments liés aux variations saisonnières et climatiques (durée du jour, température, pressions barométriques, vent, pluie...), mais aussi la densité des animaux dans un site et leurs interactions. Ainsi, chez *Zygiella x-notata* (*Argiopidae*), les individus s'attirent entre eux (Kremer et col., 1988) et ont une distribution aggrégative indépendante des facteurs du milieu (Pasquet et Leborgne, 1985; Leborgne et Pasquet, 1987). Les caractéristiques d'une toile sont alors dépendantes des interactions entre les individus (Kremer et col., 1987).

3.5 - Comparaison interspécifique

3.5.1 - Caractéristiques spécifiques de l'architecture des toiles

Chez *Araneus suspicax*, *Araneus folium*, *Araneus sclopetarius* et *Araneus umbraticus*, nous avons enregistré le comportement constructeur de femelles adultes vierges (respectivement trente-neuf femelles et trois cents vingt-trois toiles; trente-cinq femelles et deux cents quatre toiles; vingt-quatre femelles et cent vingt-deux toiles et dix femelles et quatre-vingt-neuf toiles).

Le canevas des toiles de ces quatre espèces présentent des caractéristiques communes. Elles sont toutes tissées, préférentiellement, de nuit et sont conservées jusqu'au début de la nuit suivante où elles sont détruites par les araignées pour être reconstruites. Pour toutes les espèces, il y a destruction de la spirale captrice et conservation du cadre et de quelques rayons. La réparation d'une toile (reconstruction de quelques rayons et des spires collantes correspondantes) est très rare. Un seul cas a été observé, chez *Araneus suspicax* (figure 74). La possibilité de réparer une toile partiellement détruite a été observée chez *Araneus diadematus* par Peters (1932).

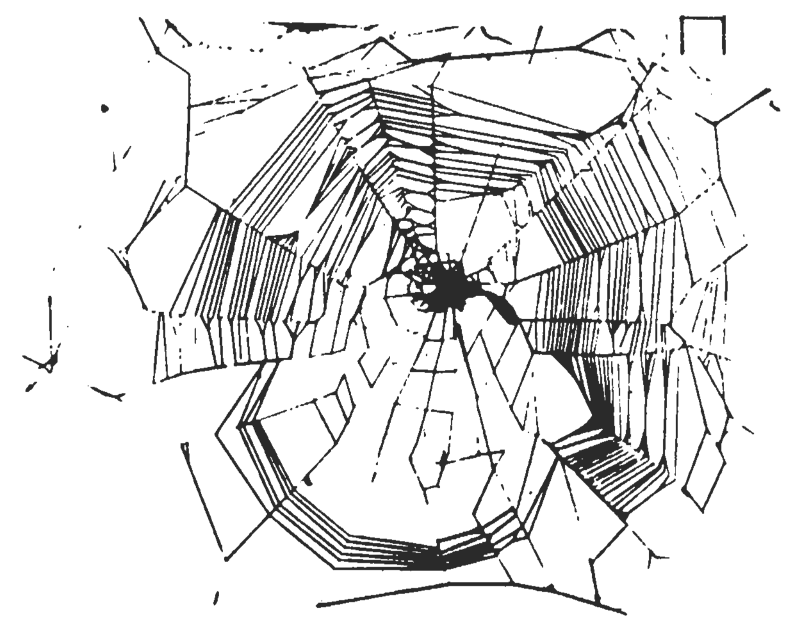


Figure 74 : Exemple, exceptionnel, de réparation de toile chez *Araneus suspicax*
index = 2cm.

Par contre, la destruction partielle de la surface captrice avec reconstruction d'une nouvelle surface de capture est relativement fréquente à l'approche d'une mue ou d'une ponte (figure 72). Ce type de construction complète (destruction, consolidation, pose de rayons et des spirales) a été considéré comme une réparation par Peters (1939).

De plus, le nombre de rayons au-dessous du moyeu est supérieur à celui au-dessus du moyeu. Il existe une relation entre ces deux nombres; lorsqu'une des parties est riche en rayons, l'autre l'est également. Il en va de même pour le nombre de spires sur l'axe Nord et sur l'axe Sud, ainsi que pour le nombre de spires sur l'axe vertical et sur l'axe horizontal, sauf chez *A. sclopetarius* où ces nombres des spires sont très variables (tableau 86). Les spires infères ont l'écartement le plus faible, sauf chez *Araneus folium* où ce sont les spires situées du côté de la retraite qui sont les plus serrées. L'écartement le plus grand caractérise les spires supères. Une telle répartition des rayons et des spires a été mise en évidence chez de nombreuses *Argiopidae* (Peters, 1937; 1947; Tilquin, 1942; Witt, 1952; Mayer, 1953; Le Guelte, 1966; Risch, 1977; Ramousse, 1977), sauf chez *Zilla diodea* et *Mangora acalypha*, dont les toiles sont symétriques (Bristowe, 1958). Cette assymétrie peut être fortement accentuée dans les toiles en "échelle" de quelques espèces, chez qui le moyeu de la toile est rejeté soit à l'extrémité supérieure (*Eustala*) soit à l'extrémité inférieure (*Scoloderus*) (Robinson et Robinson, 1972; Eberhard, 1975; Stowe, 1978). La localisation du moyeu de ces toiles serait liée à leur spécialisation dans la capture des papillons.

	Nombre de rayons					
	haut		bas		W	K
	m	ve	m	ve		
Umb	8	6-12	12	7-16	< 0,001	< 0,001
Sus	7	4-11	11	6-15	< 0,001	< 0,001
Fol	6	4-9	9	3-14	< 0,001	< 0,001
Scl	7	3-10	9	5-15	< 0,001	< 0,001
	Nombre de spires					
	supères		infères		W	K
	m	ve	m	ve		
Umb	10	3-17	29	10-53	< 0,001	< 0,01
Sus	22	6-38	33	13-51	< 0,001	< 0,001
Fol	18	3-29	26	1-48	< 0,001	< 0,001
Scl	12	4-25	25	7-62	< 0,001	< 0,001
	Nombre de spires					
	vertical		horizontal		W	K
	m	ve	m	ve		
Umb	38	14-63	31	15-49	< 0,001	<0,001
Sus	46	19-79	41	17-70	< 0,001	< 0,001
Fol	44	7-77	37	8-62	< 0,001	< 0,001
Scl	37	12-87	35	12-62	ns	< 0,001

Tableau 86 : Caractéristiques communes des toiles d'*Araneus umbraticus*, *Araneus suspicax*, *Araneus folium* et *Araneus sclopetarius*
m : médiane; **ve** : valeurs extrêmes; **W** : test de Wilcoxon; **K** : test de Kendall avec seuil de signification; **ns** : non significatif au seuil 0,05.

L'excentricité horizontale et verticale du moyeu est fonction de la position de la retraite ou de l'abri extérieur de l'araignée et de la pesanteur, mais aussi des supports disponibles pour la construction (Le Guelte, 1966), des contraintes mécaniques de la toile (Langer, 1969) et des contraintes liées à la capture des proies (Stowe, 1978; Masters & Moffat, 1983). L'importance de cette dernière contrainte a été démontrée chez *Araneus sclopetarius*. Chez celle-ci, les déplacements au-dessus du moyeu de la toile sont plus lents, diminuant les chances de l'araignée de capturer des proies dans cette partie de la

toile (Masters & Moffat, 1983). La construction d'une toile, dont la surface captrice comprise en dessous du moyeu est plus importante que celle située au-dessus, assurerait l'optimisation des captures pour des araignées polyphages en minimisant les coûts de construction (durée de construction de l'ordre de vingt minutes). Ceci est confirmé par l'augmentation très importante de la durée de construction des toiles de *Scoloderus* (de l'ordre de trois heures). Cette espèce s'est spécialisée dans l'exploitation de proies (les papillons) rarement capturées par d'autres araignées orbitèles et ses toiles présentent un développement très important de la partie supérieure au moyeu de la surface captrice (Stowe, 1978). Les proportions d'une toile "géométrique" sont donc caractéristiques du régime alimentaire de l'espèce.

3.5.2 - Différences entre espèces

3.5.2.1 - femelles vierges

Au dernier stade post-embryonnaire, les araignées atteignent leur maturité sexuelle et leur taille définitive. Par contre, leur poids, grâce à la cuticule plissée de l'abdomen, peut varier dans des proportions importantes. Les mâles adultes ne tissent plus de toiles. Les femelles adultes vierges construisent des toiles. Celles-ci sont caractérisées par une augmentation de l'espacement des spires et de la surface de la maille (de l'ordre de 30%). Ces modifications apparaissent dès la première toile construite après la mue. Elles sont donc liées au changement de taille. Par contre, la surface captrice et la longueur de fil n'augmentent que progressivement au cours du stade. Les nombres de rayons et de spires restent constants (tableau 87).

Araneus folium

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
SA	626	30,5	17,5	16,5	2,67	12000	38	7300	119
V	617	38	17	16,5	3,26	18400	59,5	89,5	121

Araneus sclopetarius

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
SA	159	34,5	22	22	3,45	29000	55	133	136
V	538	38	22	21	3,74	39400	58	181	126

Araneus umbraticus

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
SA	475	38,5	21,5	9,7	4,34	33000	84	122	119
V	366	38,5	20,5	7,5	5,44	44700	130	129	124

Tableau 87 : Toiles des femelles sub-adultes et adultes vierges

SA : toiles de femelles sub-adultes; **V** : toiles de femelles vierges. Seuls l'écartement (E), la surface captrice (SC), la surface de la maille (M) et la longueur de fil sont significativement différents d'un stade à l'autre au seuil 0,05 (M-W). ***Araneus folium*** : huit femelles; ***Araneus sclopetarius*** : deux femelles; ***Araneus umbraticus*** : six femelles. Chaque femelle est son propre témoin; cinq toiles sont prises en compte dans les deux conditions. **Mo** : Moment de construction; **DS** : durée de pose de la spirale captrice; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **SC** : surface captrice; **Ma** : surface de la maille; **LF** : longueur de fil; **A** : rapport des axes.

Nous retrouvons la même évolution globale des toiles entre les quatre espèces étudiées, pour les deux derniers stades du développement post-embryonnaire. La seule différence entre les espèces porte sur la durée de pose de la spirale captrice qui

n'augmente pas ou peu chez *Araneus umbraticus*, alors qu'elle augmente chez les autres espèces.

Il n'existe aucune étude ontogénétique de l'évolution des paramètres temporels et spatiaux des toiles individuelles. Cependant, Livecchi (1978) a réalisé une étude de l'évolution des moments de construction tout au long du développement chez *Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*. Cette dernière espèce, les jeunes comme les adultes, présentent une plus grande fixité temporelle de leur comportement constructeur que chez *A. diadematus*. L'évolution mensuelle du nombre de rayons, du nombre de spires et de la surface captrice a été mesurée chez *Araneus diadematus* (corps lourd et pattes courtes) et chez *Neoscona vertebrata* (corps plus léger et pattes plus longues qu'*A. diadèmatus*). Si, chez ces deux espèces, la surface captrice s'accroît régulièrement jusqu'à l'âge adulte, le nombre de rayons et le nombre de spires augmentent rapidement au début du développement puis diminuent chez *A. diadematus* alors que le nombre de rayons ne varie que faiblement et que le nombre de spires augmente fortement puis se stabilise chez *Neoscona* (Witt et Baum, 1960). De la même façon, les paramètres spatiaux des toiles d'*Argiope aurantia* ont été mesurés au cours du développement (Reed et col., 1969). Chez cette espèce, la maille augmente régulièrement alors que le nombre de rayons décroît, des premiers stades à la mort des animaux. Par contre, la surface captrice et la longueur de fil augmentent jusqu'à l'âge adulte puis diminuent. Il semble probable que l'évolution des paramètres temporels et spatiaux des toiles au cours de l'ontogénèse se fait selon un canevas propre à chaque espèce et peut-être à chaque genre. Cependant, la détermination du stade précis de développement atteint par un animal à partir de la toile reste impossible du fait de l'importante variation journalière.

Chez les femelles adultes vierges, les toiles d'*Araneus suspicax* (quarante-six femelles; deux cent six toiles), d'*Araneus folium* (dix-neuf femelles; cent vingt et une toiles), d'*Araneus sclopetarius* (neuf femelles; soixante-cinq toiles) ont des caractéristiques voisines et se distinguent nettement des toiles d'*Araneus umbraticus* (dix femelles; cinquante-deux toiles; tableau 88).

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	LF	Ma	A	DCad
Umb	456	14	45	20	29	5,56	47510	14200	135	111	9615
Sus	507	8	34	17	24	2,98	20170	10300	52	121	11000
Fol	543	8	31	15	26	3,33	19960	9300	69	126	10760
Scl	371	9	17	15	25	2,44	11450	6800	44	107	5142

Tableau 88 : Caractéristiques des toiles de femelles adultes vierges d'*Araneus umbricatus*, *Araneus suspicax*, *Araneus folium*, *Araneus sclopetarius*.
Mo : moment de construction; **DR** : durée de pose des rayons; **DS** : durée de pose de la spirale captrice; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires au Sud; **E** : écartement des spires au Sud; **SC** : surface captrice; **A** : rapport des axes vertical et horizontal; **Dcad** : distance entre le moyeu de la toile et la partie supérieure de la toile. Tous les paramètres des toiles d'*Araneus umbraticus* sont supérieurs (au seuil 0.01) à ceux des toiles d'*A. suspicax*, à l'exception des moments de construction, qui ne diffèrent pas, et du nombre de spires Nord, de l'aplatissement et de la distance cadre-moyeu qui sont inférieurs (seuil 0,001). Les toiles d'*A. suspicax* ne diffèrent de celles d'*A. folium* que par leur nombre de rayons et de spires qui est plus grand et par l'écartement des spires, la taille de la maille et l'aplatissement qui sont plus petits (seuil 0,05). Hormis, le moment de construction, la durée de pose des rayons et le nombre de rayons, les caractéristiques des toiles d'*A. folium* sont supérieures à celles d'*A. sclopetarius* (seuil 0,001).

Les toiles d'*Araneus umbraticus* ont les durées de construction les plus importantes. Ces toiles sont de grands filets avec de larges mailles. Leurs surfaces captrice et de la maille sont doubles de celles d'*Araneus suspicax*. Par contre, ces toiles sont très excentrées, ce que traduit le faible nombre de spires supères et la courte distance séparant le cadre supérieur et le moyeu de la toile.

Araneus sclopetarius construit rapidement (moins d'une demi-heure) les toiles les plus petites avec des mailles serrées et dont le moyeu est excentré vers le haut. *Araneus*

suspicax et *folium* ont des durées de construction voisines. Cependant, si les toiles de la première ont une surface captrice supérieure à celles de la seconde, ses spires sont plus serrées et ses mailles plus étroites (tableau 88).

Les toiles des femelles vierges des quatre espèces ont été comparées à l'aide de l'analyse en composantes principales (figure 75). Pour chaque espèce, nous avons tiré au sort cinq toiles de trois femelles vierges. Chacune de ces femelles s'est développée avec un nombre différent de mues. Chez *Araneus suspicax*, *A . folium* et *A . sclopetarius*, nous avons ainsi, une femelle mature à la septième mue, une autre à la huitième et une dernière à la neuvième mue. Chez *Araneus umbraticus*, une femelle adulte respectivement à la huitième, à la neuvième et à la dixième mue sont prises en compte.

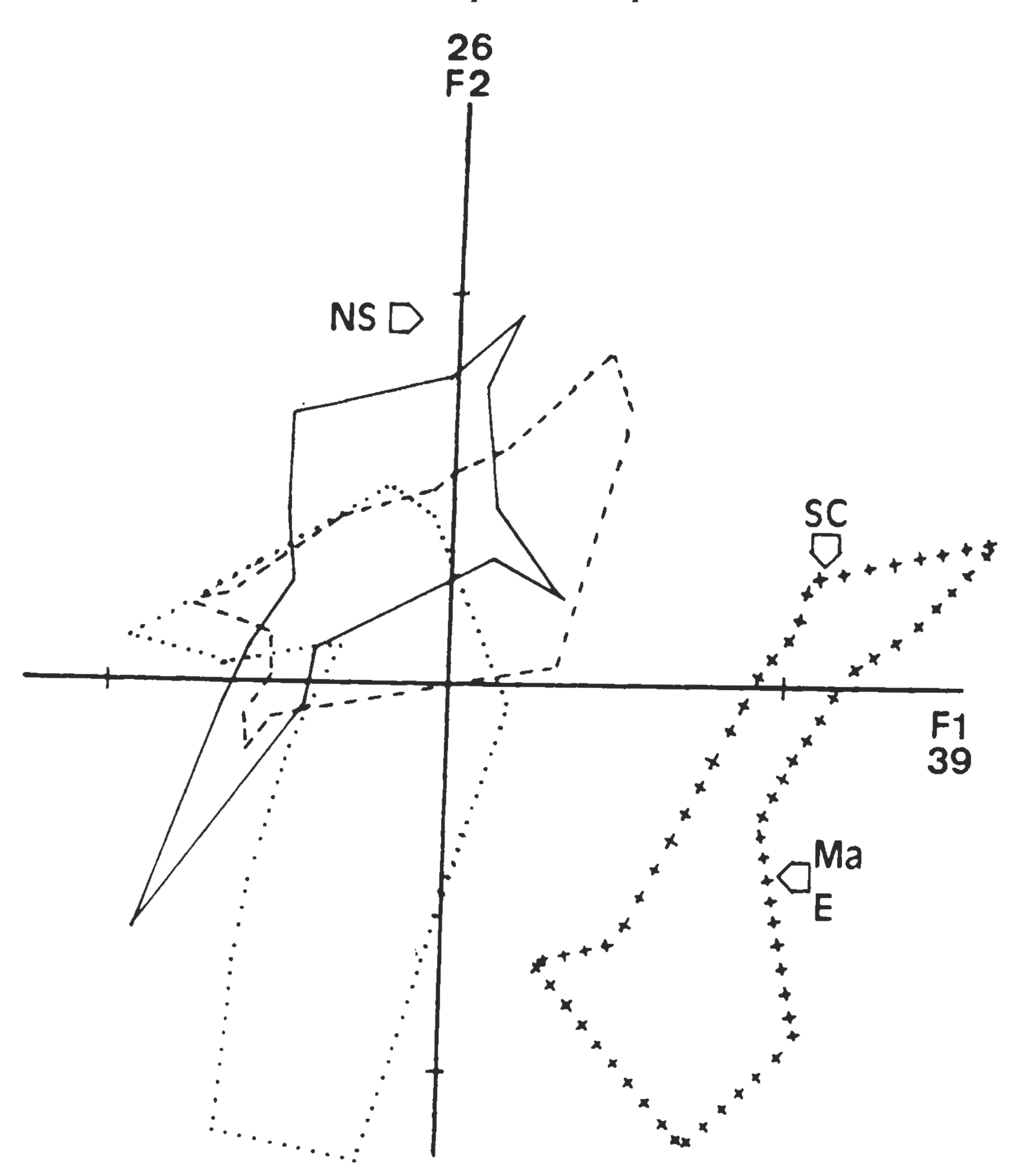


Figure 75 : Représentation des résultats de l'analyse en composantes principales des toiles tissées par quatre espèces différentes d'*Argiopidae*.
Trait plein : toiles d' *Araneus folium* (**f**). Traits tiretés : toiles d'*Araneus suspicax* (**su**). Trait pointillés : toiles d'*Araneus folium* (sc). Traits à croix : toiles d'*Araneus umbraticus* (**u**). **N S** : nombre de spires; **S C** : surface captrice; **M** : maille; **E** : écartement des spires.

L'analyse en composantes principales des toiles tissées par les femelles de ces quatre espèces (figure 75) fait ressortir clairement le groupement des espèces *Araneus suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius* s'opposant à *A. umbraticus* par leurs surfaces captrices, leurs surface de la maille et l'écartement des spires (premier axe factoriel, 39% de la variance). Par contre, le deuxième axe factoriel (26% de la variance) fait ressortir les convergences, liées au nombre de spires dans les quatre directions, entre les toiles d'*Araneus sclopetarius* et d'*A. umbraticus*, malgré la différence de proportions de leurs toiles. Ainsi, les dimensions et la surface des toiles d'*A. sclopetarius* sont respectivement inférieures de moitié et du quart à celles d'*A. umbraticus*, bien que ces deux espèces aient la même taille. Mais, les toiles de ces deux espèces se ressemblent par la disposition de leurs spires.

Pour chaque individu, au même stade de développement, de chaque espèce, des variations journalières importantes des caractéristiques des toiles se manifestent. Celles-ci sont liées au moment de construction de la toile. Pour les mettre en évidence, nous avons comparé, pour chaque individu, le même nombre de toiles construites de jour et de nuit (tableau 89).

Araneus folium

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
Nuit	640	14	40,5	16,5	18,5	3,3	24600	71	11100	122
Jour	720	4,5	27	12,5	13,5	4,1	13100	72	7000	131

Araneus sclopetarius

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
Nuit	584	15	38	20,5	25	2,8	31000	55	16400	117
Jour	930	6	23	15	18	2,7	17500	56	9500	124

Araneus umbraticus

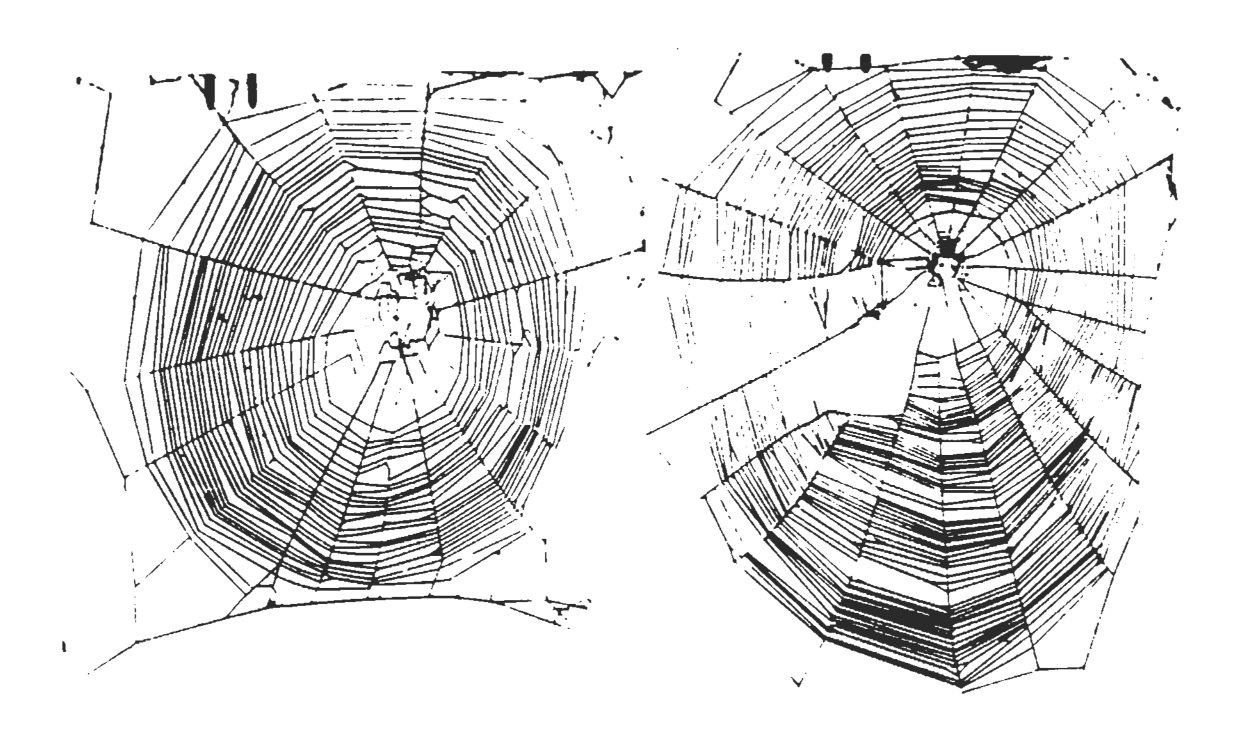
	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
Nuit	507	12,5	51,5	20,5	9	6,3	50700	140	13400	116
Jour	734	4,5	24	14	9	5,2	30400	165	8900	133

Tableau 89 : Toiles diurnes et toiles nocturnes

A. folium : huit toiles; *A. sclopetarius* : dix toiles; *A. umbraticus* : dix toiles. Seuls l'écartement des spires et la surface de la maille ne diffèrent pas significativement au seuil 0,05 (M-W). **Mo** : moment de construction. Le jour se lève à 720. **DR** : durée de pose des rayons et du cadre; **DS** : durée de pose de la spirale; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **SC** : surface captrice; **Ma** : maille; **LF** : longueur de fil; **A** : rapport des axes.

Les toiles diurnes sont de plus petite taille que les toiles nocturnes, mais l'espacement des spires et la surface de la maille ne sont pas affectés. La construction de toiles diurnes est plus ou moins fréquente suivant les espèces. Ainsi, *Araneus umbraticus* tisse facilement des toiles diurnes au cours de la première heure suivant l'allumage des lumières (17/80 toiles soit 21%). *A. sclopetarius* (10/122 toiles; 8%) et *A. folium* (23/308 toiles; 7%) construisent quelques toiles de jour, au cours des premières heures de la photophase pour la première et seulement pendant la première heure de la photophase pour la seconde. *A. suspicax* est l'espèce qui tisse le plus rarement des toiles diurnes (38/935 toiles; 4%). L'amplitude et la taille des toiles sont dépendantes de leur moment de construction. Une telle relation a été mise en évidence chez *A. diadematus* (Ramousse, 1977), chez *Zygiella x-notata* (Livecchi, 1978), chez *Araneus cucurbitinus*, *A. dalmaticus*, *A. quadratus*, *A. cornutus* et *Argiope obscuripes* (Ramousse et col., 1981).

1 - *Araneus suspicax* **2 - *Araneus folium***



3 *Araneus umbraticus* **4 - *Araneus sclopetarius***

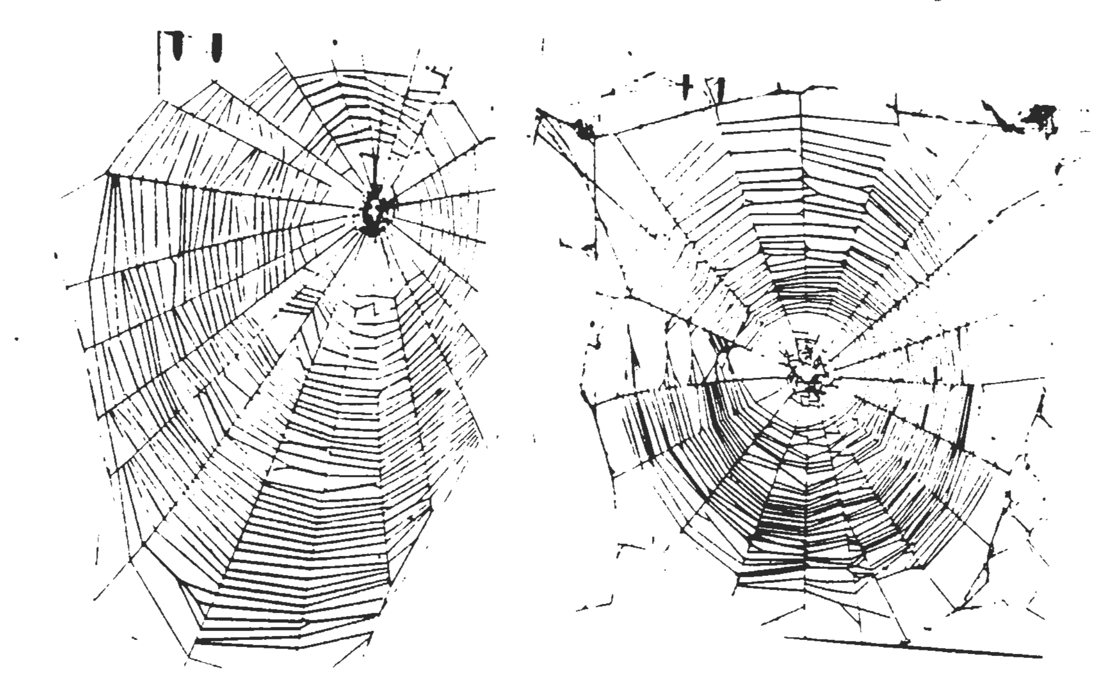


Figure 76 : Toiles caractéristiques des quatre espèces étudiées

1- *Araneus suspicax*; 2 - *Araneus folium*; 3 - *Araneus umbraticus*; 4 - *Araneus sclopetarius*. Les photographies sont à la même échelle; l'index présent donne l'échelle (deux centimètres).

Les femelles vierges (*A.fol.* : quatre femelles; vingt toiles; *A. sclop.* : huit femelles; quarante toiles; *A. umb.* : trois femelles; quinze toiles) mises en présence d'un mâle, dont les bulbes copulateurs ont été sectionnés, se déplacent à la périphérie de leur toile et adoptent la position typique de l'accouplement. Comme chez *A. suspicax*, les toiles tissées après cet appariement ne diffèrent en aucun point de celles construites avant la rencontre (tableau 90).

Araneus folium

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
V1	62	23	14	18	2,85	19200	65	9000	126
V2	77	19	13	18	3,15	18960	70	7800	118

Araneus sclopetarius

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
V1	336	15,5	15	14	2,61	12740	41,5	7550	113
V2	420	17	15	17	2,52	12850	44	8100	120

Araneus umbraticus

	Mo	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
V1	383	43,5	20	9,5	5,34	48500	138	13800	109
V2	340	51,5	21	11	5,44	52880	134	16550	111

Tableau 90 : Toiles de femelles vierges et de femelles appariées avec des mâles bulbectomisés

V 1 : femelle vierge; **V 2** : femelle appariée avec un mâle bulbectomisé. Aucune des comparaisons V1/V2 (M-W) n'est significative au seuil 0,05. **Mo** : moment de construction. **D R** : durée de pose des rayons et du cadre; **D S** : durée de pose de la spirale; **N R** : nombre de rayons; **N S** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **S C** : surface captrice; **Ma** : maille; **LF** : longueur de fil; **A** : rapport des axes.

Le comportement de cour des mâles bulbectomisés permet d'amener la femelle à adopter la position d'accouplement à la périphérie de sa toile. Mais, il n'entraîne aucune modification au niveau du comportement constructeur de toile.

3.5.2.2 - Femelles fécondées

A la suite d'un appariement avec un mâle intact (*A.fol.* : vingt femelles; *A. sclop.* : dix-huit femelles; *A. umb.* : huit femelles), les femelles fécondées construisent des toiles plus grandes (tableau 91). Cet effet de la copulation sur le patron des toiles est immédiat. Il se traduit par des constructions plus tardives au cours de la nuit, une augmentation des durées de construction et de la surface captrice, avec un maintien de l'écartement des spires et de la surface de la maille chez *Araneus folium* comme chez *A. suspicax*. Chez *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*, tous les paramètres s'accroissent de façon importante.

Cette augmentation des dimensions de la toile de l'adulte, à la suite de la copulation, n'avait pas été remarquée jusqu'alors, et semble générale chez les *Araneus*. Elle traduit la capacité d'adaptation comportementale des araignées. Les femelles fécondées (que l'ovogénèse soit déclenchée ou non par la copulation; 1.4.3.2) en modifiant les caractéristiques de leurs toiles, accroissent la probabilité de captures et donc leur capacité à produire des oeufs.

Araneus folium

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
V	543	8	31	15	26	3,3	19950	69	9300	126
F	600	14	40	17	27	3,1	23100	64	11000	122

Araneus sclopetarius

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
V	440	8	16	15	26	2,5	11500	42	6950	106
F	603	10	31	19	33	2,8	24600	53	11600	122

Araneus umbraticus

	Mo	DR	DS	NR	NS	E	SC	Ma	LF	A
V	647	9	25	19	26	5,4	46150	124	14600	112
F	396	14	46	24	28	6,7	67600	160	17600	112

Tableau 91 : Toiles tissées par des femelles vierges et fécondées
V : femelles vierges; **F** : femelles fécondées. **Mo** : moment de construction. **DR** : durée de pose des rayons et du cadre; **DS** : durée de pose de la spirale; **NR** : nombre de rayons; **NS** : nombre de spires; **E** : écartement des spires; **SC** : surface captrice; **Ma** : maille; **LF** : longueur de fil; **A** : rapport des axes.

Ces résultats confirment ceux mis en évidence chez *Araneus suspicax*.
Les toiles et le comportement constructeur des quatre espèces étudiées présentent des caractères qualitatifs communs, qui ne sont pas constants chez toutes les araignées de la famille des *Argiopidae*. Suivant qu'un caractère est partagé par plusieurs espèces de différents taxons ou au contraire qu'il varie entre les espèces d'un même taxon, il est considéré comme ayant évolué lentement (caractère primitif) ou rapidement (caractère spécialisé) (Levi, 1978; Eberhard, 1982).
- tissage nocturne de la toile malgré la possibilité de construction diurne. Cette capacité à construire des toiles de jour varie suivant les espèces.
- conservation de la toile pendant tout le nycthémère. En effet, certaines araignées ne tissent leurs toiles que pour quelques heures (*Scoloderus*, *Gasteracantha*).
- reconstruction d'une nouvelle toile chaque nuit et éventuellement de deux toiles successives. Ce trait comportemental ainsi que l'extrême rareté de réparation des filets endommagés sont considérés comme des comportements spécialisés (Levi, 1978). En effet, la majorité des araignées orbitèles conservent leur toile plusieurs jours (*Cyrtophora*).
- conservation fréquente du cadre de la toile précédente. Ce comportement est lié à la stabilité du site de construction et à la présence d'une retraite ou d'un abri.
- toile sub-verticale. La fréquence plus importante de toiles horizontales (en particulier, des toiles en nappes) a suggérée que les toiles orbitèles horizontales (*Tetragnatha* et *Cyrtophora*.) sont plus primitives et dérivent des toiles en nappes (Szlep, 1961; Levi, 1978).
- moyeu de la toile fermé, alors qu'un moyeu ouvert caractérise les toiles de *Meta*, *Tetragnatha*, *Leucauge*. L'ouverture du moyeu est probablement le résultat d'une convergence évolutive (Levi, 1978).
- pose d'une spirale provisoire puis destruction de celle-ci lors de la pose de la spirale captrice. La conservation de la spirale provisoire est aussi considérée comme un caractère primitif aussi bien chez les *Argiopidae* (Golden silk spider*Nephila*, *Cyrtophora*; Levi, 1978) que chez les *Uloboridae* (*Sybota*; Szlep, 1961).
- organisation des rayons et des spires de la toile par rapport à la position de la retraite ou de l'abri de l'araignée, réalisant une asymétrie verticale et horizontale. Ce type d'organisation est le résultat de convergence évolutive, probablement une adaptation aux

capacités de déplacements des araignées sur leur toile. Cependant, certaines espèces construisent des toiles symétriques (*Zilla diodea* et *Mangora acalypha*; Bristowe, 1958).
- la durée de construction et la surface captrice diminuent lorsque le moment de tissage de la toile est tardif. Cette diminution est particulièrement importante lors des constructions diurnes. Elle semble dépendre de l'état de la toile précédente et des conditions d'alimentation. Une telle diminution est, aussi, caractéristique de l'approche d'un événement physiologique telle que la mue et la ponte.
- une augmentation brutale de la surface de la maille lors d'un changement de taille.
- une augmentation importante de la durée de construction et de la surface captrice, sans modification de la maille, à la suite d'une copulation.

Cependant, si nous considérons les caractères quantitatifs du comportement constructeur, nous pouvons distinguer deux groupes d'espèces, ainsi que l'a mis en évidence l'analyse multivariée. En effet, bien que ces quatre espèces aient des caractéristiques morphologiques voisines (genitalia et taille, en particulier); les unes (*A. suspicax, A. folium* et *A. sclopetarius*) construisent des toiles à mailles étroites et à surface captrice limitée, la dernière tisse des filets à grande mailles et surface captrice plus importante. La position taxinomique de ces espèces a varié au cours du temps : d'abord elles ont été classé toutes ensemble dans le même genre *Araneus*; puis séparées des autres *Araneus* elles ont été réunies dans un genre distinct *Nuctenea*; et, enfin, les trois premières espèces sont actuellement rassemblées dans le genre *Larinioides* et la quatrième, placée dans le genre *Nuctenea*. Nos résultats confirment cette dernière classification puique les paramètres mesurés du comportement constructeur indiquent une proximité comportementale plus marquée pour les espèces du genre *Larinioides* et moindre entre ces espèces et celle du genre *Nuctenea*, malgré des tailles voisines. Ces deux genres voisins, séparés sur des critères morphologiques, présentent effectivement de nombreux caractères communs mais aussi se distinguent tant au niveau de leur développement qu'au niveau de leur comportement constructeur. Cependant, les similarités existant entre *Araneus sclopetarius* et *A. umbraticus* (oophagie et cannibalisme important, organisation comparable des spires de la toile) sont plus nombreuses que celles existant entre *A. suspicax, A. folium* et *A. umbraticus*. Cette dernière et *A. sclopetarius*, bien que plus fréquentes dans les zones tempérées que les deux autres espèces, occupent des habitats différents : *A. sclopetarius* est strictement liée aux milieux humides alors que *A. umbraticus* occupe des milieux plus variés. Nous pouvons donc penser que leur parenté est le résultat de l'évolution phylogénétique plutôt que le résultat d'une convergence évolutive. Nous confortons ainsi l'idée de Risch (1977) et de Eberhard (1982) selon laquelle l'étude détaillée du comportement constructeur de toile peut être utile au systématicien, en particulier au niveau générique. Le comportement constructeur de toile peut être un bon outil lors d'études phylogénétiques, à condition d'être utilisé avec prudence (Nentwig & Heimer, 1983). Nous espérons n'être pas tombé dans le travers dénoncé par Blandin (1980) qui poussent les biologistes à devenir des sytématiciens téméraires pour avoir cédé au désir d'utiliser des critères taxinomiques biologiques et "modernes".

Conclusion générale

Cette étude d'un comportement particulier : le comportement constructeur de toile chez les araignées *Argiopidae*, est une étude de type naturaliste. Pourtant, bien que cette démarche s'inscrive dans la tradition des sciences naturelles, nous pensons qu'elle ne correspond pas à la définition qu'en donne Bourlière (dans, *Biogéographie et écologie*, Blondel; 1979), pour qui cette tradition "consiste trop exclusivement à recueillir plus ou moins au hasard une masse de faits sans trop savoir au départ ce que l'on cherche". En effet, je me suis attaché à ré-examiner la description du comportement constructeur de toile dans une approche systémique et dynamique, pour tenter de mieux appréhender la variabilité intra et interspécifique des comportements, en replaçant ce comportement dans le cadre de la biologie de l'espèce, dans ses interactions avec les autres comportements, ainsi que dans la double perspective historique de l'ontogénèse et de la phylogénèse.

Nous avons résumé et discuté de façon détaillée les résultats obtenus à la fin de chaque partie de ce travail; nous soulignerons donc, seulement, les principaux résultats obtenus et les conclusions auxquelles ils conduisent, ainsi que les perspectives qui s'en dégagent.

Chez les Invertébrés, et particulièrement chez les araignées, le suivi individuel des animaux de la naissance à la mort dans le milieu est, actuellement, difficile. Ces difficultés sont liées à la petite taille des animaux qui rend leur repérage délicat en situation naturelle, à des fluctuations importantes et rapides des populations, à l'impossibilité de marquer et de reconnaître les individus. L'étude en captivité limite ces problèmes. Elle permet d'estimer de nombreux paramètres de l'organisation temporelle des activités de l'espèce, de définir les polymorphismes morphologiques et de type comportemental. De plus, les caractéristiques phénotypiques d'une espèce, observée en captivité, dans des conditions données, sont l'expression d'une des solutions potentielles que supporte son génotype. Aussi, pouvons nous penser que ce type d'étude permet de formuler des hypothèses de travail raisonnables pour une approche ultérieure tant au laboratoire que sur le terrain.

La biologie de nombreuses espèces d'araignées, en particulier de celles que nous avons étudiées, reste encore mal connue et une description à la fois temporelle et spatiale est souvent incomplète voire inexistante.

La mesure de nombreux paramètres (durée de vie, durée du cycle biologique, évolution pondérale et de la taille, nombre et poids des oeufs pondus par une femelle, etc.) ne peuvent être mesurés dans la nature. Les résultats obtenus au laboratoire, dans des conditions données, ne donnent qu'un ordre de grandeur du fait de la plasticité des espèces vis à vis de la croissance. La prise en compte d'un échantillon le plus large possible augmente la crédibilité des valeurs obtenues. La variabilité du développement (nombre et durée des stades) se traduit par une variabilité individuelle de la taille et du poids. Ces deux paramètres augmentent avec la durée du développement. La durée de vie adulte d'un individu est d'autant plus longue que sa durée de développement est, elle-même, plus importante. Les femelles à croissance lente produisent un nombre de cocons limité mais dont les oeufs sont de grosse taille. Ce phénomène a une signification adaptative, car les oeufs les plus gros donnent naissance à des individus qui peuvent d'une part résister plus longtemps aux périodes défavorables et d'autre part, passer au stade suivant la période sociale sans construire de toile "géométrique". Il est vraisemblable de penser que les jeunes provenant de femelles à croissance lente auront une probabilité de survie aux conditions hivernales supérieure à celles des autres jeunes. Comme il peut y avoir plusieurs générations par an, il serait particulièrement intéressant de vérifier si les générations se développant dans les conditions de l'été déclinant présentent un plus grand nombre de femelles à croissance lente que les générations soumises aux conditions printanières ou estivales et si le comportement constructeur de ces différentes femelles est caractérisable.

La réussite des accouplements n'est jamais totale. L'âge des partenaires peut intervenir, bien que les deux sexes restent fertiles longtemps apès la mue imaginale. Le taux de réussite des accouplements diminue lorsque les polymorphismes de taille et pondéral intra et inter-sexuel augmentent. Le polymorphisme de taille, en particulier, entraîne la construction de toiles "géométriques" différentes au niveau de leurs structures. Or, le comportement de cour des mâles est essentiellement vibratoire. Le canevas et l'intensité des vibrations transmises à la femelle pourraient être modulées par les structures de la toile (Langer, 1969). Cette hypothèse et la constatation que la fécondation accélérait le rythme de ponte, nous a amené à mesurer l'effet de la copulation sur le comportement constructeur de la femelle et à montrer que les femelles fécondées tissent des toiles beaucoup plus importantes que celles construites lorsqu'elles étaient vierges. Ainsi, la taille des toiles d'une femelle pourrait constituer un indicateur de son état physiologique, précieux pour le mâle (les femelles ne s'accouplant qu'une seule fois). L'analyse des interactions entre les caractéristiques individuelles des partenaires d'un accouplement et le canevas des toiles des femelles devrait nous amener à mieux cerner les tactiques de constitution des couples reproducteurs et leurs influences sur le succés reproducteur des femelles.

Au cours de l'ontogénèse, la dispersion des juvéniles succédant à leur groupement au sein du cocon constitue pour ces animaux une rupture qui se traduit par le passage d'un milieu à un autre (l'intérieur du cocon au milieu aérien) et d'une forme d'organisation à une autre (groupement avec autonomie trophique à vie individuelle territoriale et recherche alimentaire), avec un coût important en terme de mortalité.

Une période de groupement des juvéniles semble caractéristique des Arachnides, au moins de ceux dont le développement post-embryonnaire est connu. C'est donc un caractère archaïque. Cependant, chez les araignées *Argiopidae* et plus particulièrement chez les espèces étudiées, nous avons montré le caractère social de ce groupement, dont le maintien au stade juvénile deux est le résultat d'une interattraction médiatisée par la soie du cocon et de cheminenent des juvéniles. Bien que chez ces espèces, la mère n'assure aucun soin observable (ou observé) aux juvéniles, la présence des cocons à l'intérieur de la retraite de la femelle et de la femelle elle-même, pour le genre *Larinioides*, peuvent avoir une importance sur la mise en place des structures temporelles des juvéniles. La nature sociale du groupement des juvéniles n'implique pas une "reconnaissance" spécifique, puisque, au laboratoire, il est possible de faire se regrouper des juvéniles d'espèces différentes, à condition qu'ils soient au même stade de développement. Cependant, la question est loin d'être tranchée car le cannibalisme précoce est moins important entre membres d'une même espèce qu'entre espèces différentes. La probabilité que des juvéniles d'espèces différentes, au même stade de développement, se rencontrent dans le milieu naturel est tellement faible, voire nulle, que la période de groupement peut être considérée comme une période pendant laquelle les contacts entre juvéniles de la même espèce et du même cocon renforcent la constitution d'une "image spécifique" voire d'une "image de groupe". Des expériences d'adoption de quelques juvéniles d'une espèce par ceux d'une autre espèce pourraient fournir des éléments de réponse à cette question ainsi qu'à celle du rôle, éventuel, de cette période de groupement sur la compétition inter et intra-spécifique pour l'occupation de l'espace.

Nous avons mis en évidence l'importance de ce groupement social sur la mise en place des comportements ultérieurs, en particulier le comportement constructeur de toile, par les expériences d'isolement plus ou moins précoce des juvéniles. L'isolement précoce des jeunes, dès l'éclosion, se traduit par une mortalité élevée, mais les survivants expriment des comportements de tissage, réalisent des structures soyeuses organisées (retraite, ébauche de toile "géométrique" puis toile individuelle) et occupent les sites potentiels de construction de toile plusieurs jours avant leurs congénères laissés groupés. Le développement post-embryonnaire des juvéniles isolés est plus rapide que celui des groupés. Or, les individus à croissance rapide ont une taille réduite et tissent des toiles dont la surface captrice est moins importante que celle des toiles réalisées par des individus à croissance lente. Il faudrait mesurer l'impact d'une telle situation sur le

comportement constructeur de toile tout au long de l'ontogénèse, en particulier chez l'adulte, et sur l'occupation des sites de construction.

La durée de cette période grégaire dépend, pour une espèce donnée, des conditions environnementales, particulièrement de la température. Les températures basses augmentent le taux de non développement des oeufs et la mortalité des juvéniles; elles entraînent, en plus, la désynchronisation du développement et la cohabitation au sein du même cocon d'araignées à différents stades de développement. La présence de nourriture (sous forme d'oeufs non développés ou de congénères plus jeunes) et d'eau favorisent le maintien ou l'augmentation des réserves alimentaires des jeunes. Ceux-ci ont, alors, tendance à rester groupés plus longuement. Leur dispersion est donc en partie contrôlée par une période de maturation et par l'état nutritionnel au sortir de cette phase de maturation. Les animaux, dont l'état nutritionnel est favorable (poids seuil), peuvent passer au stade suivant sans construire de toile individuelle, ce qui limite la compétition inter-individuelle pour l'espace entre les araignées d'un même cocon.

L'étude du comportement constructeur de toile orbiculaire, simultanément, au niveau spatial et temporel, nous a permis de préciser les inter-relations entre les caractéristiques corporelles du constructeur, son état physiologique et les conditions environnementales au moment de la construction (état de la toile précédente, densité des proies potentielles, densité des congénères, conditions climatiques..).

Au cours des derniers stades de l'ontogénèse d'un individu d'une espèce donnée, seule la surface de la maille et l'écartement des spires changent immédiatement, à la suite d'une mue, avec sa taille, bien que la première toile construite après une mue soit de taille réduite. Les autres paramètres de la toile évoluent progressivement au cours d'un stade. Mais, des individus de taille équivalente ou voisine peuvent construire des toiles aux mailles différentes. De plus, la variabilité individuelle est telle qu'il est impossible de prédire l'âge et l'état d'un individu au vu d'une seule toile.

A l'état adulte, le changement d'état induit par la fécondation entraîne une augmentation brutale de la surface captrice de la toile sans modification de la surface de la maille. Ce changement du comportement constructeur ne se produit que s'il y a copulation; les femelles courtisées par des mâles bulbectomisés ne modifient pas leur comportement. Or, la copulation accélère (ou même déclenche) la mise en route des processus d'ovogénèse. L'augmentation de la taille de la toile est donc à mettre en relation avec l'accroissement des besoins alimentaires des femelles fécondées. La comparaison de femelles adultes vierges et de femelles fécondées dans des conditions de destruction expérimentale de leur toile ou/et de privation de nourriture montre que les femelles fécondées tendent à maintenir une surface captrice importante. Elles accordent la priorité à la production des oeufs, en toutes circonstances.

La variabilité intra-individuelle du comportement constructeur a été souvent signalée mais peu d'hypothèses ont été avancées pour l'expliquer. L'enregistrement du comportement constructeur d'un individu sur de longues périodes, malgré son caractère laborieux, nous a permis d'établir quelques unes des relations existantes entre structures temporelles et structures spatiales, et de formuler une hypothèse de la genèse de cette variabilité. L'approche d'une modification physiologique telle que la mue ou la ponte se traduit par la construction de toiles de petite taille en fin de nuit. L'examen des constructions pré et post mue ou ponte nous a amené à postuler, d'une part une réduction de la mobilité le jour avant et le jour après la mue, et d'autre part, une inhibition de la synthèse de la soie nécessaire à la construction de la toile le (ou les) jour(s) précédant la ponte, inhibition levée dès le jour suivant la ponte. Chez l'adulte, la surface captrice de la toile s'accroît lorsque le moment de construction est plus précoce au cours de la nuit. Les toiles diurnes sont ainsi particulièrement de petite taille. A l'inverse, la destruction préalable de la toile avant la nuit entraîne la construction de toiles plus précoces. Si à des destructions de la toile s'ajoute la privation de nourriture, les araignées reconstruisent plus souvent que des araignées privées de nourriture mais qui disposent d'une toile intacte. L'état de la toile antérieure est donc un critère important de la fréquence et du moment de construction. Une toile détruite ou fortement endommagée par des captures nombreuses

est remplacée rapidement au cours de la nuit suivante par une toile de grande taille. Cette relation est modulée par l'état physiologique des animaux. L'étude du comportement prédateur des araignées à toile ne peut pas faire l'économie de la prise en compte de cet état. Mais, nous avons étudié des animaux isolés dans des cages individuelles or ces animaux ne se distribuent pas de façon aléatoire dans le milieu naturel et bien qu'ils soient "solitaires", ils sont en compétition pour les sites et l'espace nécessaire à la construction. Ainsi, chez *Zygiella x-notata* la distribution des individus est aggrégative (.des facteurs chimiques pourraient intervenir), la taille de leurs toiles est dépendante de la densité des individus et l'antériorité de tissage d'une toile par un individu constitue une contrainte limitante pour la construction des toiles des autres individus voisins (Pasquet et Leborgne, 1986; Leborgne et Pasquet, 1986; Kremer et col., 1987; 1988). Même en milieu naturel, la connaissance du moment de construction est une donnée essentielle pour comprendre la variabilité intra-individuelle.

A la lumière de ces résultats, nous avons réexaminé la validité du modèle filtre alimentaire proposé pour étudier les stratégies prédatrices des araignées à toile (Rubenstein et Koehl, 1977). Ce modèle est plus général que celui généralement retenu, qui considère la toile comme un tamis. Dans le cadre de ce modèle, l'efficacité du système dépend à la fois de ces caractéristiques bio-physique, de celles des proies et de celles du milieu. Il convient bien pour expliquer les variations du comportement constructeur de toile. Il insiste particulièrement sur le volume de fibres utilisé, sur leurs diamètres, sur leur élasticité et sur la qualité du mucus les recouvrant, la surface de la maille n'est qu'un critère secondaire. Les premiers critères sont difficiles à mesurer, mais leur estimation devrait permettre une meilleure compréhension des stratégies prédatrices des araignées.

La comparaison entre *Araneus suspicax*, *A. folium*, *A. sclopetarius* et *A. umbraticus*, tant au niveau de la biologie générale que du comportement constructeur de toile, met en évidence l'existence d'une parenté plus étroite entre *A. suspicax*, *A. folium* et *A. sclopetarius* qu'entre ces trois espèces et la dernière. Le classement des trois premières espèces dans le genre *Larinioides* et de la quatrième dans le genre *Nuctenea* est donc confirmé à partir de critères biologiques et comportementaux. De plus, *A. sclopetarius* présentent quelques caractères communs avec *A. umbraticus* et pourrait constituer un terme de passage entre les deux genres. Cependant, nous ne disposons pas de données suffisantes concernant l'existence de barrières éthologiques assurant l'isolement des espèces. Ce type d'étude comparative suppose un investissement en temps assez important. Il est pourtant essentiel pour la compréhension des mécanismes de l'évolution. Il ne devrait être entrepris que dans des situations aussi bien choisie que possible et de préférence par une équipe.

Notre travail jette les bases, qui restent à préciser sur de nombreux points, d'une approche éco-éthologique. En effet, les espèces du genre *Larinioides* sont particulièrement intéressantes. Ces espèces occupent des biotopes comparables (semblables?) dans des zones géographiques très larges. Comment se partagent elles l'espace ? Une même espèce se maintient-elle dans le même lieu ? Exclut-elle les autres espèces ? Quelles interactions existent-ils entre les individus d'un même cocon et entre les indvidus de cocons différents suivant leur origine (la même femelle ou femelles différentes) ? Quels processus (biologiques, comportementaux) interviennent lors de la dispersion des juvéniles après la phase grégaire, particulièrement autour des lacs ou étangs, qui présentent des conditions d'insularité ? Autant de questions qui ne peuvent trouver une réponse que par la mise en oeuvre d'une approche éco-éthologique du comportement territorial des araignées orbitèles qui prennent en compte la stabilité de la position de la toile, liée à la présence de la retraite, et la dynamique de la construction de la toile qui permet l'ajustement du territoire à l'état physiologique des animaux, à l'abondance de nourriture et aux contraintes liées aux interactions entre congénères.

Index des figures

°
° °

Index des tableaux

°

° °

Références bibliographiques

A

ABALOS J.W. et BAEZ E.C., 1963. On spermatic transmission in spiders. *Psyche*, **7 0** : 197-207.

ALMQUIST S., 1971. Resistance to dessication in some dune-living spiders. *Oikos*, 20 : 392-408.

ANDERSON J.F., 1970. Metabolic rates of spiders. *Comp. Biochem. Physiol.*, **3 3** : 51-72.

ANDERSON J.F., 1974. Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* Hentz and *Filistata hibernalis* Hentz. *Ecology*, **5 5** : 576-585.

ANDERSON J.F., 1978. Energy content of spider eggs. *Oecologia*, **3 7** : 41-57.

ANDERSON J.F., & PRESTWICH K.N., 1975. The fluid pressure pumps of spiders (*Chelicerata, Araneae*). *Z. Morph. Tiere*, 81, 257-277.

AUSTAD S.N., 1982. Evolution od sperm priority patterns in spiders. *In : Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Smith R.L. ed., Academic Press, New York, 1-67.

AUSTIN A. D. et ANDERSON D.T., 1978. Reproduction and evelopement of the spider *Nephila edulis* (Koch)(*Araneidae : Araneae*). *Aust. J. Zool.*, **2 6** : 501-518.

B

BALBIANI E.G., 1873. Mémoire sur le développement des Aranéides. Thèse. *Ann. Sci. nat., Zool.*, **5** (18) : 1-91.

BABIN P., 1987. Mort lente dans l'ovaire. *La recherche*, 190 : 935.

BABU K.S., 1975. Post-embryonic development of the central nervous system of the spider *Argiope aurantia* (Lucas). *J. Morph.*, **1 4 6** : 325-342.

BABU K.S., 1985. Patterns of arrangement and connectivity in the central nervous system of Arachnids. *In : Neurobiology of Arachnids*, Barth F.G. ed., Springer-Verlag, 3-19.

BARBAULT R., BLANDIN P. et Meyer J.A., 1980. *Problèmes d'écologie théorique : les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris, 224p.

BARTH F.G., 1971. Der sensoriche Apparat der Spaltsinnesorgane (*Cupiennus salei* Keys, *Araneae*). *Z. Zelforsch. Mikrosk. Anat.*, 112 : 212-246.

BARTH F.G., 1976. Sensory information from dtrains in the exoskeleton. *In : The insect tegument*. Hepburn H.R. ed., Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, 445-473.

BARTH F.G., 1978. Slit sense organs. "Strain gauges" in the arachnid exoskeleton. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 1977, **4 2** : 439-448.

BARTH F.G., 1981. Srain detection in the arthropod exoskeleton . In : Laverack M.S., Cosens D. (eds) *Sense organs* . Balcky, Glasgow, 112-141.

BARTH F.G., 1985. *Neurobiology of Arachnids*. Barth F.G. ed, Springer-Verlag, 385 p.

BARTH F.G. et LIBERA W., 1970. Ein Atlas der Spaltsinnesorgane von *Cupiennus salei* Keys. *Chelicerata* (*Aranea*). *Z. Morphol. Tiere*, **6 8** : 343-369.

BENFORADO J. et KISTLER K.H., 1973. Growth of the orb-weaver *Araneus diadematus*, and correlation with web measurements. *Psyche*, **8 0** (1-2) : 90-100.

BLANDIN P., 1971. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : observations préliminaires sur le peuplement aranéologique. *La Terre et Vie*, **2 5** (2) : 218-229.

BLANDIN P., 1974. Les peuplements d'araignées de la savane de Lamto. *In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). III; Les Invertébrés épigés. Bull. liaison Chercheurs Lamto*, n° spécial, 3 : 107-135.

BLANDIN P., 1979. Cycle biologique et production de l'araignée *Afropisaura valida* (Simon, 1885) (*Araneae-Pisauridae*) dans une savane d'Afrique occidentale (Lamto, Côte d'Ivoire). *Tropical Ecology*, **2 0** (1) : 78-93.

BLANDIN P., 1980a. Quelques aspects de la prédation de la prédation des Batraciens et reptiles sur les araignées dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *8e Intern. Arachnol Kong., Vienne*, 177-181.

BLANDIN P., 1980b. Les critères morphologiques. In Bocquet C., Genermont T J., Lamotte M., Eds., *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Mém. Soc. Zool. Fr., **4 0** : 15-63.

BLANDIN P., 1980c. Le problème de l'espèce chez les araignées. InBocquet C., Genermont T J., Lamotte M., Eds., *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. Mém. Soc. Zool. Fr., 13-56.

BLANDIN P. & CELERIER M-L., 1981. Les araignées des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire). Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. *Publ. Lab. Zool., E.N.S.*, **2 1**, 2 fasc., 586 pp.

BLANKE R., 1972. Untersuchugen zur Oekophysiologie und Ethologie von *Cyrtophora citricola* Forskal (*Araneae, Araneidae*) in Andalusien. *Forma et Functio*, **5** : 125-206.

BLANKE R., 1973. Nachweis von Pheromonen bei Netzspinnen. *Naturwissenschaften*, **1 0** : 481.

BLANKE R., 1975. Untersuchungenzum Sexualverhalten von *Cyrtophora cicatrosa* (Stoliczka). *Z. Tierpsychol.*, 37 : 62-74.

BLUMENTHAL H., 1935. Untersuchungen über das "Tarsalorgan" der Spinnen. *Z. Morph. Ölol. Tiere*, **2 9** : 667-719.

BONARIC J.C., 1974. Le développement postembryonnaire de *Pisaura mirabilis* Cl. (*Araneae, Pisauridae*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, **2 7 8** (D), 3227-3230.

BONARIC J.C., 1975. Utilisation des barêmes trichobothriotaxiques comme critère d'âgé chez *Pisaura mirabilis* Cl. (*Araneae, Pisauridae*). Ann. Sc. Nat., Zool., Paris, **1 7** : 521-534.

BONARIC J.C., 1980. *Contribution à l'étude de la biologie du développement chez l'Araignée* Pisaura mirabilis *(Clerck, 1758) : approche physiologique des phénomènes de mue et de diapause hivernale*. Thèse, doctorat ès sciences, Montpellier, 1-281.

BONNET P., 1926. Sur le nombre de mues que subissent les araignées. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 6 : 67-69.

BONNET P., 1927. Etude et considérations sur la fécondité chez les Araneïdes. *Mem. Soc. Zool. Fr.*, **2 8** (3) : 1-47.

BONNET P., 1929, 1930a. Les araignées exotiques en Europe. Elevage à Toulouse de la grande araignée fileuse de Madascar et considérations sur l'aranéiculture. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 1ère partie: **5 4** : 501-523; 2ème partie : **5 5** : 53-77 et 118-136.

BONNET P., 1930b. *La mue, l'autotomie et la régénération chez les araignées avec une étude sur les* Dolomedes *d'Europe. Thèse Fac. Sci. Univ. Toulouse*, **4 4** : 1-464.

BONNET P., 1935. La longévité chez les Araignées. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **4 0** : 272-277.

BONNET P., 1938. La proportion sexuelle chez les araignées. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, **7 2** (3) : 241-256.

BONNET P., 1939. Elevage de *Filistata insidiatrix* (Aranéide). *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, **7 5** (2) : 167-188.

BONNET P., 1945-1961. *Bibliographia araneorum*. Analyse méthodique de toute le la littérature aranéologique jusqu'en 1939. 1945, T.I. : I-XVII, 1-832. 1955-1959, T.II. (5vol.) : 1-508. 1961, T.III. : 1-591.

BOVET P., 1984. Modèles clinocinétiques. *In : La vision chez les Invertébrés*, Clément P. et Ramousse R. eds, CNRS, Paris-Lyon, 232-236.

BRACH , 1977. *Anelosimus studiosus* (*Araneae : Theridiidae*) and the evolution of quasisociality in Theridiid spiders. *Evolution*, **3 1** : 154-161.

BRIGNOLI P.M., 1983. *A catalogue of the Araneae describe between 1940 and 1981*. Manchester Univ. Press, Manchester, 784 p.

BRISTOWE W.S., 1939-1941. *The Comity of Spiders*. The Ray society, Londres, 2tomes, 560 p..

BRISTOWE W.S., 1958. *The world of spiders*. Collins, London, 304p.

BUCHE W., 1966. Beiträge zur Ökologie und Biologie winterreifer Kleinspinnen mit besonderer Berücksichtigung der linyphiiden *Macrargus rufus rufus* (Wider), *Macrargus rufus carpenteri* (Cambridge), und *Centromerus silvaticus* (Blackwall). *Z. Morph. ökol. Tiere*, **5 7** : 329-448.

BUCHLI H., 1968. Le rythme d'activité chez la mygale maçonne Nemesia caementaria (*Ctenizidae*). *Ann. Epiphytics*, **1 9** (1) : 195-196.

BUCHLI H., 1969. Hunting behaviour in the *Ctenizidae*. *Anim. Zool.*, **9** : 175-193.

BUCHLI H., 1970. Notes sur le cycle de reproduction, la ponte et le développement post-embryonnaire de *Nemesia caementaria* (Latr.) (*Ctenizidea, Mygalomorphae*). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **7** : 95-143.

BURCH T.L., 1979. The importance of communal experience to survival for spiderlings of *Araneus diadematus*. *J. Arachnol.*, **7** : 1-18.

BURGESS J.W., 1979. Measurement of spatial behavior : methodology applied to Rhesus monkeys, Neon tatras, communal and solitary spiders and gnats in open field. *Behav. & Neural biol.*, **2 6** : 132-160.

C

CANARD A., 1973. *Contribution à la connaissance de la taxonomie, du cycle de développement et de la croissance de la Néphile de Madagascar* (*Araneidae : Argiopidae*) . Thèse 3e cycle, Paris : 1-204.

CANARD A., 1981. Quelques remarques à propos des premiers stades libres du développement post-embryonnaire des Araignées. *C.R. Ve Congr. Arachnol., Barcelone*, IX, 1979, 43-52.

CANARD A., 1984. *Contribution à la connaissance du développement, de l'écologie et de l'écophysiologie des aranéides de landes armoricaines*. Thèse, doctorat ès sciences, Rennes. 1er fascicule : 1-389; 2e fascicule : 1-152.

CAMPAN R., 1970. *Contribution à l'analyse psychophysiologique des réactions à point de départ visuel chez les insectes*. Thèse, doctorat ès sciences, Toulouse, 112 p.

CAMPAN R. et LACOSTE G., 1971. Les préférences visuelles spontanées chez le grillon *Nemobius sylvestris* et leurs modifications sous l'effet de l'expérience. *96° Congrès national des sociétés savantes*, Toulouse, 3 : 465-483.

CAMPAN R., 1980. *L'animal et son univers. Etude dynamique du comportement*. Privat, Toulouse, 257 p.

CAMPAN R. et LAMBIN M., 1984. La perception visuelle, processus dialectique entre l'animal et son univers. *In : La vision chez les Invertébrés*, Clément P. et Ramousse eds., 265-266.

CAMPAN R. et FOURCASSIE V., 1986. La neuroéthologie peut-elle se passer d'éthologie. *Etudes et Analyses comportementales*, 3 (3) : 174-226.

CAPOCASALE R.M. y COSTA F.G., 1984. La produccion de ootecas de *Lycosa malitiosa* Tullgren (*Aranea, Lycosidae*). I, Importancia de la muda de maduracion sobre la primera oviposicion. *Arachnologia*, 2 : 1-8.

CELERIER M.L., 1971. Développement et consommation alimentaire d'une araignée : *Tegenaria saeva* Bl. (*Agelenidae*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272 (D) : 3202-3205.

CELERIER M.L., 1973. Bilan énergétique du développement de l'araignée : *Tegenaria saeva* Bl. (*Agelenidae*). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 277 (D) : 1185-1188.

CHACON P. & EBERHARD W.G., 1980. Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey. *Bull. Arachnol. Soc.*, 5 (1) : 29-38.

CHRISTIANSEN A., BAUM R. & WITT P.N., 1962. Changes in spider webs brought about by mescaline, psilocybin and an increase in body weight. *J. Pharmacol.*, 136 : 31-37.

CHRISTENSON T.E., WENZL P.A. et LEGUM P., 1979. Seasonal variation in egg-hatching and certain egg parameters of the Golden silk spider *Nephila clavipes* (*Araneidae*). *Psyche*, 86 : 137-148.

CHRISTENSON T.E. & GOIST K.C., 1976. Costs and benefits of male-male competition in the orb weaving spider *Nephila clavipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5 : 87-92.

CHRISTOPHE T., 1973. Possibilité d'étude démographique chez l'araignée *Macrargus rufus* Wider (*Lynyphiidae*), par l'utilisation d'un caractère morphologique permettant de reconnaitre les stades des immatures. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 276 : 545-548.

CHRISTOPHE T., 1974. Etude écologique du peuplement d'araignées d'une litière de chataîgneraie (forêt de Montmorency, Val d'Oise). *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 3 : 1-126.

CLEMENT P. et LUCIANI A., 1984. Les rotifères : un modèle simple pour l'étude des réponses motrices à la lumière. *In : La vision chez les Invertébrés*, Clément P. et Ramousse eds, CNRS, Paris-Lyon, 242-244.

CLEMENT P., LUCIANI A., CORNILLAC A., CHASSE J.L., COULON P.Y., CHARRAS J.P., NOUGARET M. et FOURNIER A., 1985. Un système de trajectographie automatique pour étudier la nage d'animaux planctoniques (Rotifères, miracidiums de Plathelminthes). Verh. Internat. Verein. Limnol., 22 : 3002-3006.

CLOUDSLEY-THOMSON J.L., 1957. Studies on diurnal rythms. Nocturnal ecology and water-relations of the British cribellate spiders of the genus *Ciniflio* BL. *J. Linnean Soc., London*, 43 : 134-152.

COSTA F.G. et CAPOCASALE R.M., 1984. La produccion de ootecas de *Lycosa malitosa* Tullgren (*Araneae, Lycosidae*). Importancia de la muda de maduracion sobre la primera oviposicion. *Arachnologia*, 2 : 1-8.

COMSTOCK J.H., 1912. The evolution of the webs of spiders. *Ent. Soc. Amer.*, 5 (1) : 1-10.

COSTA F.G. et CAPOCASALE R.M., 1984. La produccion de ootyecas de *Lycosa malitosa* Tullgren (*Araneae, Lycosidae*). III. Distribution temporal de las oviposiciones. *Arachnologia*, 5 : 1-14.

COULON P.Y., 1982. Association visio-commande en robotique. Thèse de Doctot-rat, 3° cycle, LAG-INP, Grenoble.

COULON P.Y., CHARRAS J.P., NOUGARET M., CLEMENT P., CHASSE J.C., CORNILLAC A., LUCIANI A. et FOURNIER A., 1984. Pour l'automatisation de la trajectographie chez les Invertébrés : présentation d'un système de suivi automatique des déplacements. *In : La vision chez les Invertébrés*, Clement P. et Ramousse R. eds, CNRS, Paris-Lyon, 216-224.

CROME W. et CROME I., 1960. "Wachstum ohne Haüting" und Entwicklungsvorgänge bei den Weibchen von *Argiope bruennichi* Scopoli. *Deuts. ent. Zeits.*, 7 : 443-464.

D

DARCHEN R.J., 1965a. Ethologie d'une araignée sociale *Agelena consociata* Denis. *Biologia Gabonica*, **1** (2) : 117-146.

DARCHEN R.J., 1965b. Ethologie de quelques araignées sociales. L'interattraction, la construction et la chasse. *C.R. 5° congrès U.I.E.I.S., Toulouse*, 333-345.

DARCHEN R.J., 1978. Les essaimages de l'araignée sociale, *Agelena consociata* Denis (*Aranéide, Labidognathe*), dans la forêt gabonaise. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **287** (D) : 1035-1037.

D'ARCY THOMPSON A.W., 1917. *On growth and form.* London, Cambridge Univ. Press.

DAVIES M.E. & EDNEY E.B., 1952. The evaporation of water from spider. *J. exp. Biol.*, **29** : 571-582.

DECAE A. E., 1984. A theory on the origin of spiders and the primitive function of spider silk. *J. Arachnol.*, **12** : 21-28.

DEEVEY G.B., 1949. The developmental history of *Latrodectus mactans* (Fabr.) at different rates of feeding. *Amer. Midl. Nat. Notre Dame*, **42** : 189-219.

DENNY M., 1976. The physical properties of spider's silk and their role in the design of an orb webs. *J. Exp. Biol.*, **65** : 483-506.

DEROUET L. & DRESCO E., 1956. Contribution à l'étude du genre *Nephila* sur la variabilité des mâles de *Nephila inaurata* Walck. (Aran.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **61** : 9-16.

DONDALE C.D., 1964. Sexual behavior and its application to a species problem in the spider genus *Philodromus* (*Araneae : Thomisidae*). *Can. J. Zool.*, **42** : 817-827.

DONDALE C.D., 1972. Laboratory breeding between European and North American populations of the spider, *Philodromus rufus* Walckenaer (Areneida : Thomisidae). *Bull. Brt. Arach. Soc.*, **2** (4) : 49-52.

DRAL A.D., 1967. The movements of the latero-frontal cilia and the mechanism of partiel retention in the mussel. *Neth. J. Sca. Res.*, **3** : 391-422.

DRESCO-DEROUET L., 1960. Etude biologique de quelques espèces d'Araignés lucicoles et troglophiles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, **98** (4) : 272-351.

DRESCO-DEROUET L., 1973a. Etude des Mygales. Biologie et métabolisme respiratoire de *Aporoptychus hamottei* Dres. en captivité. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, **48** : 59-63.

DRESCO-DEROUET L., 1973b. Etude des Mygales. Intensité respiratoire au cours du développement d'*Avicularia avicularia* (L.) (*Theraphisidae*). *Bull. Soc. Sc., Bretagne*, **48** : 59-63.

DREWES C.D. & BERNARD R.A., 1976. Electrophysiological responses of chemosensitive sensilla in the wolf spider. *J. Exp. Zool.*, **198** (3) : 423-428.

DUMPERT K., 1978. Spider odor receptor : Electrophysiological proof. *Experientia*, **34** : 754-755.

E

EASON R.R., 1969. Life history and behavior of *Pardosa lapidicina* Emerton (*Araneae, Lycosidae*). *J. Kansas Ent. Soc.*, **42** (3) : 339-360.

EBERHARD W. G., 1971. The ecology of the web of *Uloborus diversus* (*Araneae : Uloboridae*). *Oecologia* (Berl.), **6** : 328-342.

EBERHARD W. G., 1972. The web of *Uloborus diversus* (*Araneae, Uloboridae*). *J. Zool., London*, **166** : 417-465.

EBERHARD W. G., 1976. Physical properties of sticky spirals and their connections : sliding connections in orb webs. *J. Nat. Hist.*, **10** : 481-488.

EBERHARD W. G., 1979. Rates of egg production by tropical spiders in the field. *Biotropica*, **11** (4) : 405-411.

EBERHARD W. G., 1982. Behavioral characters for the higher classification of orb-weaving spiders. *Evolution*, **36** (5) : 1067-1095.

EMERIT M., 1964. La trichobothriotaxie et ses variations au cours du développement post-embryonnaire chez l'Araignée *Gasteracantha versicolor* (Walck.)(*Argiopidae*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **258** : 4843-4845.

EMERIT M., 1969. *Contribution à l'étude des Gasterachantes (Aranéides, Argiopides) de Madagascar et des îles voisines.* Thèse doctorat ès sciences, Montpellier, 1-434.

EMERIT M., 1974. Observations sur la trichobothriotaxie des Néphiles (*Araneae, Araneidae, Nephilinae*). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **260** : 1613-1626.

EMERIT M., 1984. Quelques réflexions sur le développement post-embryonnaire des Araignées et la nomenclature des stades. *Rev. Arachn.*, **5** (3) : 77-84.

EMERIT M. et BONARIC J.C., 1975a. Notion de territoires trichobothriotaxiques et leur évolution au cours du développement postembryonnaire de *Pisaura mirabilis (Araneae, Pisauridae). Proc. 6th Int. Arachn. Congr.*, 187-190.

EMERIT M. et BONARIC J.C., 1975b. Contribution à l'étude du développement de l'appareil méchanorécepteur des Araignées : la trichobothriotaxie de *Pisaura mirabilis* Cl. *(Araneae-Pisauridae). Zool. Jb. Anat.*, **9 4** : 358-374.

ENDERS F., 1972. Web site selection by *Argiope aurantia* Lucas and other orbweaving spiders (*Araneidae*). Ph. D. diss. North Carolina State University at Raleigh, 168P.

ENDERS F., 1973. Selection of habitat by the spider *Argiope aurantia* Lucas (*Araneidae*). *Amer. Midl. Nat.*, **9 0** : 47-55.

ENDERS F., 1975. The influence of hunting manner on prey size, partiularly in spiders with long attack distances (*Araneidae, Linyphiidae*, and *Salticidae*). *Amer. Natur.*, **1 0 9** (970) : 737-763.

ENDERS F., 1976a. Clutch-size related to hunting manner of spider species. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **6 9** (6) : 991-998.

ENDERS F., 1976b. Effects of prey capture, Web destruction and habitat physiognomy on web-site tenacity of *Argiope* spiders (*Araneidae*). *J. Arachnol.*, **3** : 75-82.

ENGELHARDT W. , 1964. Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* CL Koch 1848 (*Araneae, Lycosidae*). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. Z. *Morphol. Ökol. Tiere*, 54 : 219-392.

F

FABRE J.H., 1905. *Les épeires. Souvenirs entomologiques*. Delagrave ed. , Paris, **9** : 6-12; 79-169.

FABRE J.H., 1933. *La vie des araignées*. Delagrave, Paris, 255 p.

FARR J.A., 1976. Social behaviour of the golden silk spider *Nephila clavipes*. *J. Arachnol.*, **4** (2) : 137-144.

FINCK A., 1981. The lyriform organ of the orb-weaving *Araneus sericatus* : vibration sensitivity is altered by bending the leg. *J. Acoust. Soc. Am.*, **7 0** (1) : 231-233.

FOELIX R.F., 1970. Chemosensitive hairs in spiders. *J. of Morph.*, **1 3 2** : 313-334.

FOELIX R.F. et CHU-WANG I.W., 1973. The morphology of spider sensilla. I. Mechanoreptors. *Tissue Cell*, **5** : 451-460.

FOELIX R.F. et CHU-WANG I.W., 1973. The morphology of spider sensilla. II. Chemoreceptors. *Tissue Cell*, **5** : 461-478.

FOELIX R.F., 1982. *Biology of spiders*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 71 p.

FOELIX R.F., 1985. Mechano and chemoreceptive sensilla. *In : Neurobiolgy of Arachnids*, Barth F.G. ed., Springer-Verlag, 118-137.

FOELIX R.F., 1985. Sensory nerves and peripheral synapses. *In : Neurobiology of Arachnids*, Barth F.G. ed., Springer-Verlag, 189-200.

FORD M.J., 1977. Metabolic costs of the predation strategy of the spider *Pardosa amentata* (Clerck)(*Lycosidae*). *Oecologia (Berl)*, **2 8** : 333-340.

FRAENKELL G.S. & GUNN D.L., 1961. *The orientation of animal* : a reprint of the Oxford Edition (1940) with extra notes. Dover Press, New York.

FRISCH K. von, 1975. *Architecture animale*. Albin Michel, Paris, 345p.

G

GAUTIER J.Y., LEFEUVRE J.C., RICHARD G. et TREHEN P., 1978. *Ecoéthologie*. Masson ed, Paris, 166p.

GAUTIER J.Y., 1982. *Socioécologie*. Privat, Toulouse, 267 p.

GAUTIER J.Y., 1987. De l'individu à la population. Bull. S.F.E.C.A., 2 (1) : 81-88.

GALIANO M.E. et HALL M., 1973. Datos adicionales sobre el ciclo vital de *Loxosceles laeta* (Nicolet) (*Araneae*). *Physis*, 32 (C) : 277-288.

GLICK P.A., 1939. The distribution of insects, spiders and mites in the air. *Techn. Bull. U.S. Dept Agr.*, 673 : 1-150.

GÖRNER P., 1965. A proposed transducing mechanism for a multiply-innervated mechanoreceptor (trichobothrium) in Spiders. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **3 0** : 69-73.

GÖRNER P. et ANDREWS P. 1969. Trichobotrien, ein Ferntastsinnesorgan bei Webespinnen (*Araneen*). Z. *vergl. Physiol.*, **6 4** : 301-302.

GREENSTONE M. H. & BENNET A.F., 1980. Foraging strategy and metabolic rate in spiders. *Ecology*, **6 1** (5) : 1255-1259.

GRIM J.N. et SLOBODCHIKOFF C.N., 1982. Spider egg chorion sphere size and density. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 75 (3) : 330-334.

H

HALLAS S.E.A. & JACKSON R.R., 1986. Prey-holding abilities of the nests and webs of jumping spiders (*Aranea, Salticidae*). *J. Nat. Hist.*, **2 0** : 881-894.

HANSELL M.H., 1984. *Animal architecture and building behaviour.* Longman, London et New York, 324 p.

HARRIS D.J. & MILL P.J., 1977. Observations on the leg receptors of *Ciniflio* (*Araneida : Dictynidae*). I. External mechanoreceptors. *J. Comp. Physiol.*, **1 1 9** (1) : 37-54.

HARRIS D.J. & MILL P.J., 1977. Observations on the leg receptors of *Ciniflio* (*Araneida : Dictynidae*).II. Chemoreceptors. *J. Comp. Physiol.*, **1 1 9** (1) : 55-62.

HAYS W.L., 1963. *Statistics for psychologists.* Holt, Reinhart & Winston, New York.

HEGDEKAR B.M. & DONDALE C.D., 1969. A contact sex pheromon and some response parameters in Lycosid spiders. *Can. J. Zool.*, **4** : 1-4.

HITE J.M., GLADNEY W.J., LANCASTER J.L. & WHITCOMB W.H., 1966. Biology of the brown recluse spider. *Bull. Arkansas Agri. Expt. Sta.*, **7 1 1** : 1-26.

HIGASHI G.A. & ROVNER J.S., 1975. Post-emergent behaviour of juveniles lycosid spiders. *Bull. Brit. Arachn. Soc.*, **3** : 113-119.

HOLM A., 1940. Studien über die Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. bid. Uppsala* : 1-214.

HORTON C.C. & WISE D.H., 1983. The experimental analysis of competition between two syntopic species of orb-web spiders (Araneae, araneidae). *Ecology*, **6 4** (4) : 929-944.

HOMANN H., 1949. Uber das Waschtum und die mechanischen Vorgänge bei der Haütung von *Tegenaria Tegenaria agrestis (Araneae)*. *Z. vergl. Physiol.*, **3 1** : 413-440.

HORNER N.V., 1975. Annual aerial dispersal of jumping spiders in Oklahoma. *J. Arachnol.*, **2** : 101-105.

HORNER N.V & STEWART K.W. , 1967. Life history of the brown spider, *Loxosceles reclusa* Gertsch and Mulaïk. *Texas J. Sc.*, **1 9** (4) : 333-347.

HOREL A., ROLAND C. et LEBORGNE R., 1979. Mise en évidence d'une tendance au groupement chez les jeunes de l'araignée solitaire *Coelotes terrestris*. *Revue Arachnologique*, **2** : 157-164.

HUBERT M., 1979. *Les araignées.* Boubée, Paris, 277 p.

HYDORN S.B., 1977. *Biology of* Pardosa ramulosa *(Mc Cook)* (Araneida : Lycosidae). Ph. D. diss., Univ. California, Berkeley.

J

JACOBI-KLEEMANN M., 1953. Ueber die Locomotion der Kreuzspinne *Aranea diademata* beim Netzbau (nach Filmanalysen). *Z. vergl. Physiol.*, 34 : 606-654.

JACKSON R.R., 1971. Fine structure of the orb web of *Araneus diadematus*. *Psyche*, **7 8** : 12-31.

JACKSON R.R., 1978. Life history of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae). *J. Arachnol.*, **5** : 145-149.

JACKSON R.R., 1978. The mating strategy of *Phidippus johnsoni* (*Aranea : Salticidae*) : Pursuit time and persistence. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **4** : 123-132.

JACKSON R.R., 1980a. The mating strategy of *Phidippus johnsoni* : Intermale agression and cost-benefit analysis. *J. Arachnol.*, **8** : 241-250.

JACKSON R.R., 1980b. The mating strategy of *Phidippus johnsoni* : Sperm competition and the function of copulation. *J. Arachnol.*, **8** : 217-240.

JOCQUE R., 1981. Size and weitght variations in spiders and their ecological significance. *Biol. Jb. Dodonaea*, 49 : 155-165.

JONES S.E., 1941. Influence of temperature and humidity on the life history of the spider *Agelena naevia* Walck. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **3 4** (3) : 557-571.

JUBERTHIE C., 1954. Sur les cycles biologiques des araignées. *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse*, **8 9** (3-4) : 299-318.

JUBERTHIE C., 1955. Sur la croissance postembryonnaire des Aranéides. Croissance linéaire du corps et dysharmonies de croissance des appendices. Bull. *Soc. Hist. Nat., Toulouse*, **9 0** : 83-102.

K

KASTON B.J., 1936. The sense involved in the courtship of some vagabond spiders. *Ent. Amer.*, **16** : 97-167.

KASTON B.J., 1966. Evolution of the web. *Nat. Hist.*, 75 : 26-33.

KASTON B.J., 1970. Comparative biology of American black widow spiders. *Trans. San Diego Soc. nat. Hist.*, **16** (3) : 33-82.

KAVANAGH E. J. et TILLINGHAST E.K., 1979. Fibrous and adhesive components of the orb webs *Araneus trifolium* and *Argiope trifasciata*. *J. Morph.*, **160** : 17-32.

KESSLER A., 1970. Egg production in *Pardosa*. I. Influence of mating on the egg ripening period in *Pardosa lugubris* (Walckenaer) (*Araneae, Lycosidae*). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **41** (1) : 98-101.

KESSLER A., 1971. Relation between egg production and food consumption in species of the genus *Pardosa* (*Lycosidae, Araneae*) under experimental conditions of food-abundance and food-shortage. *Oecologia*, **8** : 93-109.

KESSLER A., 1973. A comparative study of the production of eggs in eight *Pardosa* species in the field (*Araneideae, Lycosidae*). *Tijdschr. Entomol.*, **116** (2) : 23-41.

KIRCHNER W., 1965. Wie überwintert die Schilfradspinne *Araneus cornutus*. *Natur und Museum*, **94** (4) : 163- 184.

KOVOOR J., 1977. La soie et les glandes séricigènes des arachnides. *L'année Biol.*, **16** : 98-171.

KRAFFT B., 1966. Etude du comportement social de l'araignée *Agelena consociata* Denis. *Biologia Gabonica*, **2** (3) : 235-250.

KRAFFT B., 1967. Thermopreferendum de l'araignée : *Agelena consociata* Denis. *Ins. Soc. Paris*, **14** : 161-182.

KRAFFT B., 1970a. Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). I., *Biologia Gabonica*, **3** (6) : 197-301.

KRAFFT B., 1970b. Contribution à la biologie et à l'éthologie d'*Agelena consociata* Denis (Araignée sociale du Gabon). II. Etude expérimentale de certains phénomènes sociaux. *Biologia Gabonica*, **4** (6) : 307-369.

KRAFFT B., 1970c. Les rythmes d'activité d'*Agelena consociata* Denis, activité de tissage et activité locomotrice. *Rev. Biol. Gabonica*, **6** : 99-130.

KRAFFT B., 1974. La tolérance réciproque chez l'araignée sociale *Agelena gabonica* Denis. *C.R. 6° Congr. inter. Arachn., Amsterdam.*

KRAFFT B., 1975. Les interactions limitant le cannibalisme chez les araignées solitaires et sociales. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **100** (2) : 203-221.

KRAFFT B., 1979. Organisation et évolution des sociétés d'araignées. *J. psychol.*, **76** : 23-51.

KRAFFT B., 1980. Les systèmes de communication chez les araignées. *C.R. 8° Intern. Cong., Vienne*, 197-213.

KRAFFT B., 1982. The significance and complexity of communication in spiders. *In : Spider communication. Mechanisms and ecological significance*, Witt P.N. et Rovner J.S. eds. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 15- 66.

KRAFFT B., 1985. Les araignées sociales. *La recherche*, **168** : 885-892.

KRAFFT B. et HOREL A., 1980. Comportement maternel et relations mères-jeunes chez les araignées. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, **20** (3B) : 747-758.

KRAFFT B. et LEBORGNE R., 1979. Perception sensorielle et importance des phénomènes vibratoires chez les araignées. *J. Psychol.*, **3** : 299- 334.

KREMER P., LEBORGNE R., PASQUET A. & KRAFFT B., 1987. Interactions entre femelles de *Zygiella x-notata* (Clerk) (*Araneae, Araneidae*) : Influence sur la taille des toiles.

KREMER P., LEBORGNE R., PASQUET A. & ROLAND C., 1988. Intervention éventuelle de facteurs chimiques dans l'organisation des populations de *Zygiella x-notata*. *Colloque Nat. SFECA, Lyon, mars 1988.*

KULLMANN E., 1961. Der Eierkokonbau von *Cyrtophora citricola* Forskal (*Araneae, Araeidae*). *Zool. b. Syst.*, 89 : 369-406.

KULLMANN E., 1968. Sociale Phaenomene bei Spinnen. *Insectes sociaux*, 15 (3) : 289-298.

KULLMANN E., 1972. Evolution of social behavior in spiders (*Aranea, Eresidae and Theridiidae*). *Am. Zool.*, **12** : 419-426.

KULLMANN E. & ZIMMERMANN W., 1971. Versuche zur Toleranz bei der permanent sozialen Spinnenart *Stegodyphus saranisorum* Karsch (Eresidae). *5° Congr. Intern. Arachnol., Brno.*

L

LANGER R.M., 1969. Elementary physics and spider webs. Am. Zool., **9** : 81-89.

LEBART L., MORINEAU A. et FENELON J.P., 1979. Traitement des données statistiques. Dunod, Paris.

LE BERRE M., 1979. Mise en place du rythme d'activité chez *Araneus cornutus*. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **288**: 839-842.

LE BERRE M., RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1981. Eco-ethologie des Argiopidae : Evolution temporelle d'une population d'*Araneus diadematus* dans son milieu naturel. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl. (1981), **88** : 72-83.

LEBORGNE R. & PASQUET A., 1987. Occupation de l'espace par l'araignée orbitale *Zygiella x-notata* (Clerck). *Bull. S.F.E.C.A.*, **2** (1) : 177-179.

LEBORGNE R. & PASQUET A., 1987. Influence of conspecific silk-structures on the choice of a web-site by the spider *Zygiella x-notata*. *Rev. Arachnol.*, **7** (2) : 85-90.

LEBORGNE R. & PASQUET A., 1987. Répartition des individus d'une population de *Zygiella x-notata* (Clerck), influence sur la taille de la toile. *C.R. 9° intern. Cong. Arachnol., Panama*, 1983, 143-148.

LEBORGNE R. & PASQUET A., 1987. Influences of aggregative behaviour on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **20** : 203-208.

LECAILLON A., 1904. Sur la biologie et la psychologie d'une araignée (*Chiracanthium carnifax* Fabricius). *Année psychol.*, **10** : 63-83.

LECAILLON A., 1905. Sur l'influence de l'alimentation dans l'ovogénèse des araignées. *C.R. Soc. Biol.*, **57** : 467-468.

LECAILLON A., 1913. Infécondité de cerrtains oeufs contenus dans les cocons ovigères des araignées. *C.R. Soc. Biol.*, **74** : 285-286.

LEDOUX A., 1945. Etude expérimentale du grégarisme et de l'interattraction sociale chez les blattes. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11 (7) : 75-103.

LIEN O.J. & FITZGERALD G.J., 1973. Several factors inflencing web-spinning activity in the common house spider *Achaearanea tepidariorum* Koch. *Anim. Learn. & Behav.*, **1** (4) : 290-292.

LEGAY J.M. et DEBOUZIE D., 1986. *Introduction à une biologie des populations*. Masson, Paris, 149 p.

LEGENDRE R., 1957. *Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides*. Thèse doctorat es Sciences, Paris, 135 p.

LEGENDRE R., 1978. Réflexions sur le peuplement actuel des arachnides du globe. *103° Congr. nat. Soc. savantes, Nancy*, **3** : 45-55.

LEGENDRE R., 1958. Contribtion à l'étude du développement embryonnaire des Araignées. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **83** (1) : 60-75.

LE GUELTE L., 1962. Sur l'élevage et la croissance de l'Araignée *Zilla x-notata* Cl. (Araignées, Argiopides). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, **34** : 280-292.

LE GUELTE L., 1963. Développement accéléré de l'Araignée *Zilla x-notata*. *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, 273-274.

LE GUELTE L., 1965. Répercussions de la perte de pattes sur la construction de la toile chez *Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*. *Psychol. Fr.*, **10** : 257-264.

LE GUELTE L., 1966. *Structure de la toile de* Zygiella x-notata *Cl. (Araignées, Argiopidae) et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile*. Thèse doctorat ès sciences , Nancy, 1-77.

LE GUELTE L., 1969. Peut-on expliquer la spécificité de la toile des araignées ? *Rev. Comp. Animal*, **3** : 6-12.

LE GUELTE L. & RAMOUSSE R., 1976. Analyse semi-automatique de photographie : toiles géométriques d'araignées. *Biol. of Behav.*, **2** : 97-100.

LE GUELTE L. & RAMOUSSE R., 1979. Effets de facteurs environnementaux sur le rythme du comportement constructeur chez l'araignée *Araneus diadematus*. *Biol. of Behav.*, **4** : 289-302.

LE GUELTE L., RAMOUSSE R. & LE BERRE M., 1981. L'analyse graphique appliquée à la toile géométrique des araignées. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl. (1981), **88** : 173-181.

LE GUELTE L., LE BERRE M., DAHAN G., RAMOUSSE R. & COULON J., 1983. Traitement informatisé des données en Ethologie. *Etudes et Analyses Comportementales*, **1** (3) : 203-267.

LEROY Y., 1987. *L'univers odorant de l'animal. Les stimulations chimiques dans les communications et les comportements des animaux*. Société Nouvelle des Editions Boubée, Paris, 375p.

LEVI H.W., 1974. Mating behavior and presence of embolus cap in male Araneidae. *C.R. 6° Congr. intern. Arachn., Amsterdam*.

LEVI H.W., 1978. Orbweaving spiders and their webs. *Amer. Sc.*, **66** : 734-742.

LEVY G., 1970. The life cycle of *Thomisus onustus* (*Thomisidae : Araneae*) and outlines for the classification of the life histories of spiders. *J. Zool., Lond.*, **160** : 523-536.

LIESENFELD F.J., 1961. Ueber Lesitung und Sitz des Erschütterungssinnes von Netz-spinnen. *Biol. Zbl.*, **80** : 465-475.

LIVECCHI G., 1978. *Ontogénèse du rythme du comportement constructeur chez deux espèces d'Araignées* (*Araneus diadematus*; *Zygiella x-notata*). Thèse 3e cycle, Lyon. 1er fascicule : 1-57; 2e fascicule : 1-60.

LIVECCHI G., LE BERRE M. & RAMOUSSE R., 1977. Interaction ponte-construction et développement du cocon chez *Araneus diadematus*. *Rev. Arachnologique*, **1** (2) : 45-57.

LOCKET G.H. & MILLIDGE A.F., 1951-1953. *British Spiders*. Ray Society, London, **1** : 1-310 (1951); **2** : 1-449 (1953).

LOCKET G.H., MILLIDGE A.F. & MERRET P., 1974. *British Spiders*. Ray Society, London, **3** : 1-315.

LORENZ K., 1984. *Les fondements de l'éthologie*. Flammarion édit. Paris, 1-426.

LOWRIE D.C., 1948. The ecological succession of spiders of the Chicago area dunes. *Ecology*, **29** : 334-351.

LUBIN Y.D., 1973. Web structure and function : the non-adhesive orb-web of *Cyrtophora muluccensis* (Doleschall)(*Araneae, Araneidae*). *Forma et Functio*, **6** : 337-358.

LUBIN Y.D., 1978. Seasonal abundance and diversity of web-building spiders in relation to habitat structure on Barro Colorado Island, Panama. *J. Arachnol.*, **6** : 31-51.

LUCAS F., 1964. Spiders and their silks. *Discovery, London*, **25** : 1-7.

M

MARTYNIUK J. & JAENIKE, 1982. Multiple mating and sperm usage patterns in natural populations of *Prolinyphia marginata* (*Araneae, Linyphiidae*). Ann. ent. Soc. Amer., **75** (5) : 516-518.

MASCORD R.E., 1966. Melanism in some Australian Araneida. *J. Entom. Soc. Australia*, **3** : 44-47.

MASTERS W.M. & MOFFAT A.J., 1983. A functional explanation of top-bottom asymmetry in vertical orbwebs. *Anim. Behav.*, **31** : 1043-1046.

MAYER G., 1953. Untersuchungen über Herstellung und struktur des Radnetzes von *Aranea diademata* und *Zilla x-notata* mit besonderer Berücksichtigung des Unterschiedes von Jugend und Altersnetzen. *Z. Tierpsychol.*, **9** : 337-362.

MEIER, 1967. Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Spinnen (*Araneida. Labidognatha*) unter besondere Berücksichtigung der Histogenese des Zentralnervensystems. *Rev. Suisse Zool.*, **74** : 1-114.

MEIJER J., 1977. The immigration of spiders (Araneida) into a new polder. *Ecological Ent.*, **2** : 81-90.

MIELLE D, 1978. *Contribution à l'étude du comportement prédateur et des mécanismes de tolérance dans le genre* Tegenaria. Thèse, Nancy.

MIKULSKA J. et JACUNSKI L., 1968. Fecundity abd reproduction activity of the spider *Tegenaria atrica* C.L. Koch. *Zoologica Pol.*, 18 (1) : 97-106.

MILLER P.L., 1985. Sperm competition in Dragonflies. *19th Inter. Ethological Conf., Toulouse.*

MILLOT J., 1949. Aranéides. *In : Traité de Zoologie*, Grassé P.P. ed., Masson, **6** : 589-743.

MILLOT J. et BOURGIN P., 1942. Sur la biologie des *Stegodyphus* solitaires (Aranéides, Eresides). *Bull. biol. Fr. Belg.*, **76** : 1-16.

MIMRAM M., 1983. *Structures et formes*. Dunod, 123 p.

MINCH E.W., 1978. Daily activity patterns in the tarantula *Aphonopelma chalcodes* Chamberlin. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **4** (5) : 231-237.

MIYASHITA K., 1968. Quantitative feeding biology of *Lycosa T-insignata* Boes et Str. (*Araneae. Lycosidae*). *Bull. Nat. Inst. Agri. Sc. (Japon)*, **22** : 329-344.

MURAKAMI Y., 1983. Factors determining the prey size of the orb-web spider *Argiope amoena* (L. Koch) (*Argiopidae*). *Oecologia*, **57** : 72-77.

N

NAKAMURA K., 1982. Prey capture of spiders : an anylisis based on a simulation model for spider's growth. *Res. Popul. Ecol.*, **24** : 302-317.

NENTWIG W., 1982. Why do only certain insects escape from a spider's web? *Oecologia (Berl)*, **53** : 412-417.

NENTWIG W., 1983a. The prey of web-building spiders compared with feeding experiments (*Aranea, Araneidae, Linyphiidae, Pholcidae, Agelenidae*). *Oecologia (Berl)*, 56 : 132-139.

NENTWIG W., 1983b. The non-filter function of orbwebs in spiders. *Oecologia (Berl)*, 58 : 418-420.

NENTWIG W., & HEIMER S., 1981. Orb webs and a single-line webs : an economic consequence of space web reduction in spiders. Z. zool. Syst. Evol. forsch., **1** : 26-37.

P

PASQUET A., 1980. *Contribution à l'étude éco-éthologique de la prédation chez quatre espèces d'araignées orbitèles*. Thèse 3° cycle, Nancy, 1-145.

PASQUET A. et KRAFFT B., 1980. Relations entre la végétation, la répartition des proies potentielles et les sites de construction des toiles par les araignées. *C.R. 8° Cong. Intern. Arachnol., Vienne*, 145-150.

PASQUET A. & LEBORGNE R., 1985. Partage de l'espace chez quelques espèces d'araignées solitaires : approche éthologique. *Bull. Ecol.*, **1 6** : 89-93.

PASQUET A. & LEBORGNE R., 1986. Etude préliminaire des relations prédateurs-proies chez *Zygiella x-notata* (*Araneae, Argiopidae*). *C.R. Soc. Biol.*, **1 8 0** : 347-353.

PARRY D.A., 1954. On the drinking of soil capillary water by spiders. *J. exp. Biol.*, **3 1** : 218-227.

PEAKALL D.B., 1966. Regulation of protein production in the silk glands of spiders. *Comp. Biochem. Physiol.*, **1 9** : 253-258.

PEAKALL D.B., 1969. Silk synthesis, mechanism and location. *Amer. Zool.*, **9** : 71-79.

PEAKALL D.B.,1971. Conservation of web proteins in the spider *Araneus diadematus*. *J. Exp. Zool.*, **1 7 6** : 257-264.

PEAKALL D.B. & WITT P.N., 1976. The energy budget of an orb web-building spider. *Comp. Biochem. Physiol.*, **5 4** : 187-190.

PECK W.B. & WHITCOMB W.H., 1970. Studies on the biology of a spider, *Chiracanthium inclusum* (Hentz). *Arkansas Exp. St.*, **7 5 3** : 1-76.

PENICAUD P., 1970. *Dynamique d'une population de l'araignée* Pisaura mirabilis Cl. *dans une lande bretonne*. Thèse 3° cycle, Paris, 1-89.

PETERS H.M., 1932. Experimente über die Orientierung der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. im Netz. *Zool. Jahrb.*, 51 : 239-288.

PETERS H.M., 1932. Kleine Beiträge zur Biologie der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. *Z. f. Morphol. u Ökol. Tiere*, **2 6** : 447-468.

PETERS H.M., 1937. Studien am Netz der Kreuzspinne (*Aranea diademata*). I. Die grundstruktur des Netzes und Beziehungen sum Bauplan des Spinnen. Jörspers. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **3 2** : 613-649.

PETERS H.M., 1937. Studien am Netz der Kreuzspinne (*Aranea diademata*). II. Veber die Herstellung der Rahmens, der Radialfälden und der Hilfsspirale. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **3 3** : 128-150.

PETERS H.M., 1939. Probleme des Kreuzspinnennetzes. Z. Morph. ökol. der Tiere, 36 : 179-266.

PETERS H.M., 1951. Untersuchungen über die Proportionierung im Spinnen-Netz. Z. *Naturforschg.*, **6** : 90-107.

PETERS H.M., 1969. Maturing and coordination of web-building activity. *Amer. Zool.*, **9** : 223-227.

PETERS P., 1970. Orb web construction : interaction of spider (*Araneus diadematus* Cl.) and thread configuration. *Anim. Behav.*, **1 8** : 478-484.

R

RAMOUSSE R., 1973. Body, web-builing and feeding characteristics of males of the spider *Araneus diadematus* (*Araneae ; araneidae*). *Psyche*, **8 0** : 22-47.

RAMOUSSE R., 1976. Effet d'un facteur apériodique sur le comportement constructeur chez *Araneus diadematus*. *C.R. III Réunion des Arachnologistes, 1975, Les Eyzies*, 115-122.

RAMOUSSE R., 1977. *Organisation spatio-temporelle du comportement constructeur chez* Araneus diadematus. Thèse 3e cycle, Lyon, 1er fascicule 1-60; 2e fascicule 1-60.

RAMOUSSE R., 1979. Organisation temporelle du comportement constructeur chez huit espèces d'Argiopidées. *C.R. V Coll. Arachnol., Barcelone, 1979*, Universidad de Barcelona Ed. : 203-212.

RAMOUSSE R., 1980. Temporal patterns of web-buiding in *Araneus diadematus*. *C.R. VIII congrès Intern. d'Arachn., Vienne*, 257-260.

RAMOUSSE R., 1982. Le comportement constructeur chez les Araignées orbitèles. *Journal de Psychologie*, **3** : 217-239.

RAMOUSSE R., 1986. Oophagie et croissance des stades grégaires chez *Araneus suspicax*. *Mém. Soc. r. Belge Ent.* **33** : 179-186.

RAMOUSSE R. & DAVIS F., 1976. Web-building time in a spider : preliminary applicarions of Ultrasonic detection. *Physiol. Behav.*, **17** : 997-1000.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1978. Relations spatio-temporelles dans le comportement constructeur chez l'Epeire diadème. *Rev. Arachn.*, **2** (4) : 183-192.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1979. Relations spatio-temporelles dans le comportement constructeur chez l'Epeire diadème. *Rev. Arachn.*, **2** (4) : 183-192.

RAMOUSSE R., LE GUELTE L. & LE BERRE M., 1981. Organisation temporelle du comportement constructeur chez les Argiopidae. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl. , **88** : 159-172.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1981. Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*). *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl., **88** : 173-181.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1984. Facteurs environnementaux et période grégaire chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Rev. Arachn.*, **5** (4) : 267-274.

RAMOUSSE R. & WURDAK E., 1984. Comportement de la larve et de la nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Rev. Arachn.*, **5** (4) : 275-286.

REED C.F., 1967. The way of a weaver. *New scientist*, 606-608.

REED C.F., WITT P.N. & JONES R. L., 1965. The measuring function of the first legs of *Araneus diadematus* Cl. *Behaviour*, **25** : 98-119.

REED C.F. & WITT P.N., 1972. Growth rate and longevity in two species of orb-weavers. *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, **2** (6) : 111-112.

REED C.F., WITT P.N., SCARBORO M.B., 1969. The orb web during the life of *Argiope aurantia* (Lucas). *Develop. Psychobiol.*, **2** (2) : 120-129.

REED C.F., WITT P.N., SCARBORO M.B., PEAKALL D.B., 1970. Experience and the orb web. *Developmental Psychobiol.*, **3** (4) : 251-265.

REISSLAND A. & GÖRNER P., 1978. Mechanics of trichobothria in orb-weaving spiders (*Agelenidae; Araneae*). *J. Comp. Physiol.*, **123** : 59-69.

RICHTER C.J. & van der KRAAN C., 1970. Silk production in adult males of the wolf spider *Pardosa amentata* (Cl). *Neth. J. Zool.*, **20** : 392-400.

RICHTER C.J., 1971. Production de soie, contenant probablement une phéromone, par mâles et femelles adultes de *Pardosa amentata*. *Proc. 5° Intern. Arachn. Congr., Brno*, 227-231.

RIECHERT S.E., 1973. Thoughts on the ecological significance of spiders. *Bioscience*, **24** : 352-356.

RIECHERT S.E., 1974. The pattern of local web distribution in a desert spider : mechanisms and seasonal variation. *J. anim. Ecol.*, **43** (3) : 573-645.

RIECHERT S.E., 1976. Web-site selection in the desert spider, *Agelenopsis aperta* (Gertsch.). *Oikos*, **27** : 311-315.

RIECHERT S.E., 1978. Enegy-based teritoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 42 : 211-222.

RISCH P., 1977. Quantitative analyses of orb-web patterns in four species of spiders. *Behav. Genet.*, 7 : 199-238.

ROBINSON M.H. & ROBINSON B.C., 1976. The ecology and behavior of *Nephila maculata* : a supplement. *Smithson. Contrib. Zool.*, **218** : 1-22.

ROBINSON B.C. & ROBINSON M.H., 1978a. Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer). *Symp. zool. Soc. Lond.*, 42 : 31-40.

ROBINSON M.H. & ROBINSON B., 1978b. The evolution of courtship systems in tropical araneid spiders. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **42** : 17-29.

ROBINSON M.H. & ROBINSON B., 1980. Comparative studies of the courtship and mating behavior of tropical araneid spiders. *Pacific Insects monograph* , **36** : 1-218.

ROLAND C. & RAMOUSSE R., 1981. Mise en évidence de l'intervention d'information tactochimique dans le rapprochement des sexes chez *Araneus sclopetarius*. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl. , **88** : 154-158.

RAMOUSSE R., 1982. Le comportement constructeur chez les Araignées orbitèles. *Journal de Psychologie*, **3** : 217-239.

RAMOUSSE R., 1986. Oophagie et croissance des stades grégaires chez *Araneus suspicax*. *Mém. Soc. r. Belge Ent.* **33** : 179-186.

RAMOUSSE R. & DAVIS F., 1976. Web-building time in a spider : preliminary applicarions of Ultrasonic detection. *Physiol. Behav.*, **17** : 997-1000.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1978. Relations spatio-temporelles dans le comportement constructeur chez l'Epeire diadème. *Rev. Arachn.*, **2** (4) : 183-192.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1979. Relations spatio-temporelles dans le comportement constructeur chez l'Epeire diadème. *Rev. Arachn.*, **2** (4) : 183-192.

RAMOUSSE R., LE GUELTE L. & LE BERRE M., 1981. Organisation temporelle du comportement constructeur chez les Argiopidae. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl. , **88** : 159-172.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1981. Stratégies de construction de la toile chez deux espèces d'Araignées (*Araneus diadematus* et *Zygiella x-notata*). *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl., **88** : 173-181.

RAMOUSSE R. & LE GUELTE L., 1984. Facteurs environnementaux et période grégaire chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Rev. Arachn.*, **5** (4) : 267-274.

RAMOUSSE R. & WURDAK E., 1984. Comportement de la larve et de la nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Rev. Arachn.*, **5** (4) : 275-286.

REED C.F., 1967. The way of a weaver. *New scientist*, 606-608.

REED C.F., WITT P.N. & JONES R. L., 1965. The measuring function of the first legs of *Araneus diadematus* Cl. *Behaviour*, **25** : 98-119.

REED C.F. & WITT P.N., 1972. Growth rate and longevity in two species of orb-weavers. *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, **2** (6) : 111-112.

REED C.F., WITT P.N., SCARBORO M.B., 1969. The orb web during the life of *Argiope aurantia* (Lucas). *Develop. Psychobiol.*, **2** (2) : 120-129.

REED C.F., WITT P.N., SCARBORO M.B., PEAKALL D.B., 1970. Experience and the orb web. *Developmental Psychobiol.*, **3** (4) : 251-265.

REISSLAND A. & GÖRNER P., 1978. Mechanics of trichobothria in orb-weaving spiders (*Agelenidae; Araneae*). *J. Comp. Physiol.*, **123** : 59-69.

RICHTER C.J. & van der KRAAN C., 1970. Silk production in adult males of the wolf spider *Pardosa amentata* (Cl). *Neth. J. Zool.*, **20** : 392-400.

RICHTER C.J., 1971. Production de soie, contenant probablement une phéromone, par mâles et femelles adultes de *Pardosa amentata*. *Proc. 5° Intern. Arachn. Congr., Brno*, 227-231.

RIECHERT S.E., 1973. Thoughts on the ecological significance of spiders. *Bioscience*, **24** : 352-356.

RIECHERT S.E., 1974. The pattern of local web distribution in a desert spider : mechanisms and seasonal variation. *J. anim. Ecol.*, **43** (3) : 573-645.

RIECHERT S.E., 1976. Web-site selection in the desert spider, *Agelenopsis aperta* (Gertsch.). *Oikos*, **27** : 311-315.

RIECHERT S.E., 1978. Enegy-based teritoriality in ppopulations of the desert spider *Agelenopsis aperta*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 42 : 211-222.

RISCH P., 1977. Quantitative analyses of orb-web patterns in four species of spiders. *Behav. Genet.*, 7 : 199-238.

ROBINSON M.H. & ROBINSON B.C., 1976. The ecology and behavior of *Nephila maculata* : a supplement. *Smithson. Contrib. Zool.*, **218** : 1-22.

ROBINSON B.C. & ROBINSON M.H., 1978a. Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer). *Symp. zool. Soc. Lond.*, 42 : 31-40.

ROBINSON M.H. & ROBINSON B., 1978b. The evolution of courtship systems in tropical araneid spiders. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **42** : 17-29.

ROBINSON M.H. & ROBINSON B., 1980. Comparative studies of the courtship and mating behavior of tropical araneid spiders. *Pacific Insects monograph* , **36** : 1-218.

ROLAND C. & RAMOUSSE R., 1981. Mise en évidence de l'intervention d'information tactochimique dans le rapprochement des sexes chez *Araneus sclopetarius*. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem.*, ser. B, suppl. , **88** : 154-158.

RUBENSTEIN D.I. & KOEHL M.A.R., 1977. The mechanism s of filter feeding : some theoretical considerations. *Amer. Nat.*, 3 : 981-994.

RYPSTRA A.L., 1979. Foraging flocks of spiders : a study of aggregate behavior in *Cyrthophora citricola* Forskal (*Araneae, araneidae*) in west Africa. *Behavioural ecology and sociobiology*, **5** : 291-300.

RYPSTRA A.L., 1982. Building a better insect trap; An experimental investigation of prey capture in a variety of spider webs. *Oecologia (Berl)*, **5 2** : 31-36.

S

SALMON J.T. & HORNER N.V., 1977. Aerial dispersion of spiders in North Central Texas. *J. Arachnol.*, 5 : 153-157.

SAVORY T.H., 1928. *The biology of spiders*. Sidgwick and Jackson, London.

SCHAEFER M., 1976. An analysis of diapause and resitance in the egg stage of *Floronia bucculenta* (*Araneida, Linyphiidae*). *Oecologia (Berl.)*, **2 5** : 155-174.

SCHAEFER M., 1977. Winter ecology of spiders (*Araneida*). *Zeitsch. ang. Ent.*, **8 3** (2) : 113-134.

SCHICK R. X., 1972. The early instars, larval feeding and significance of the larval feeding in the crab spider genus *Misumenops* (*Araneida, Thomisidae*). *Notes Arachnol. Southwest*, **3** : 12-19.

SEKIGUSHI K., 1952. On a new spinning glands found in geometric spiders and its functions. *Annal. Zool. Jap.*, **2 5** : 394-399.

SEYFARTH E.A. & BARTH F.G., 1972. Compound slit sense organs on the spider leg : mechanoreceptors involved in kinesthesic orientation. *J. Comp. Physiol.*, **7 8** : 176-191.

SEYFARTH E.A., 1980. Daily patterns of locomotor activity in a wandering spider. *Physiol. Ent.*, **5** : 199-206.

SHEAR W.A., 1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, **1** : 65-76.

SHOLES der ver O. & RAWLINGS J.E., 1979. Distribution of orb-weavers (*Araneidae, Araneae*) in homogeneous old-field vegetation. Proc. Ent. Soc. Wash., **8 1** (2) : 234-247.

SIEGEL S., 1956. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York, Toronto, London, 312 p.

SIMON E., 1892. *Histoire Naturelle des Araignées*. Roret, Paris, 1084 p.

STEARNS S.C., 1976. Life-history tactics : a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, **5 1** : 3-47.

STASKO A.B. & SULLIVAN C.M., 1971. Responses of planarians to light : an examination of klinokinesis. *Anim. Behav. Monogr.*, **4** (2) : 45-124.

STOWE M.K., 1978. Observations of two nocturnal orbweavers that build specializes webs : *Scoloderus cordatus* and *Wixia ectypa* (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.*, **6** : 141-146.

SZLEP R., 1958. Influence of external factirs on some structural properties of the garden spider (*Aranea diademata*) web. *Folia Biol.*, **6** : 287-299.

SZLEP R., 1961. Developmental changes in the orb web-spinning instinct of *Uloboridae* : construction of the primary-type web. *Behaviour*, **1 7** : 60-70.

T

TAYLOR B.B. & PECK W.B., 1974. A comparison of the northern and southern forms of *Phidippus audax* (Henz)(*Araneida. Salticidae*). *J. Arachnol.*, **2** : 89-99.

THALER K., 1974. Eine verkannte Kreuzspinne in Mitteleuropa : *Araneus folium* Schrank (Kulczynski 1901) und *Araneus cornutus* Clerk (*Arachnida : Araneida, Araneidae*). *Zool. Anz. Jena*, **1 9 3** : 256-261.

THOMAS M., 1953. *Vie et moeurs des araignées*. Payot, Paris, 339 p.

TIETJEN W.J. & ROVNER J.S., 1980. Trail following behaviour in two species of wolf spiders : sensory and etho-ecological concomitants. *Anim. Behav.*, **2 8** : 735-741.

TIETJEN W.J. & ROVNER J.S., 1982. Chemical communication in lycosids and other spiders. *In : Spider communication : mechanism and ecological significance*. Witt P.N. & Rovner J.S. eds, Princeton University Press, Princeton, 249-279.

TILQUIN A., 1939. Sur l'orientation de l'*Argiope* stationnant au milieu de sa toile. *J. psychol. norm. Path.*, **3 6** : 93-98.

RUBENSTEIN D.I. & KOEHL M.A.R., 1977. The mechanism s of filter feeding : some theoretical considerations. *Amer. Nat.*, 3 : 981-994.

RYPSTRA A.L., 1979. Foraging flocks of spiders : a study of aggregate behavior in *Cyrthophora citricola* Forskal (*Araneae, araneidae*) in west Africa. *Behavioural ecology and sociobiology*, **5** : 291-300.

RYPSTRA A.L., 1982. Building a better insect trap; An experimental investigation of prey capture in a variety of spider webs. *Oecologia (Berl)*, **5 2** : 31-36.

S

SALMON J.T. & HORNER N.V., 1977. Aerial dispersion of spiders in North Central Texas. *J. Arachnol.*, 5 : 153-157.

SAVORY T.H., 1928. *The biology of spiders*. Sidgwick and Jackson, London.

SCHAEFER M., 1976. An analysis of diapause and resitance in the egg stage of *Floronia bucculenta* (*Araneida, Linyphiidae*). *Oecologia (Berl.)*, **2 5** : 155-174.

SCHAEFER M., 1977. Winter ecology of spiders (*Araneida*). *Zeitsch. ang. Ent.*, **8 3** (2) : 113-134.

SCHICK R. X., 1972. The early instars, larval feeding and significance of the larval feeding in the crab spider genus *Misumenops* (*Araneida, Thomisidae*). *Notes Arachnol. Southwest*, **3** : 12-19.

SEKIGUSHI K., 1952. On a new spinning glands found in geometric spiders and its functions. *Annal. Zool. Jap.*, **2 5** : 394-399.

SEYFARTH E.A. & BARTH F.G., 1972. Compound slit sense organs on the spider leg : mechanoreceptors involved in kinesthesic orientation. *J. Comp. Physiol.*, **7 8** : 176-191.

SEYFARTH E.A., 1980. Daily patterns of locomotor activity in a wandering spider. *Physiol. Ent.*, **5** : 199-206.

SHEAR W.A., 1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, **1** : 65-76.

SHOLES der ver O. & RAWLINGS J.E., 1979. Distribution of orb-weavers (*Araneidae, Araneae*) in homogeneous old-field vegetation. Proc. Ent. Soc. Wash., **8 1** (2) : 234-247.

SIEGEL S., 1956. *Non parametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York, Toronto, London, 312 p.

SIMON E., 1892. *Histoire Naturelle des Araignées*. Roret, Paris, 1084 p.

STEARNS S.C., 1976. Life-history tactics : a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, **5 1** : 3-47.

STASKO A.B. & SULLIVAN C.M., 1971. Responses of planarians to light : an examination of klinokinesis. *Anim. Behav. Monogr.*, **4** (2) : 45-124.

STOWE M.K., 1978. Observations of two nocturnal orbweavers that build specializes webs : *Scoloderus cordatus* and *Wixia ectypa* (Araneae, Araneidae). *J. Arachnol.*, **6** : 141-146.

SZLEP R., 1958. Influence of external factirs on some structural properties of the garden spider (*Aranea diademata*) web. *Folia Biol.*, **6** : 287-299.

SZLEP R., 1961. Developmental changes in the orb web-spinning instinct of *Uloboridae* : construction of the primary-type web. *Behaviour*, **1 7** : 60-70.

T

TAYLOR B.B. & PECK W.B., 1974. A comparison of the northern and southern forms of *Phidippus audax* (Henz)(*Araneida. Salticidae*). *J. Arachnol.*, **2** : 89-99.

THALER K., 1974. Eine verkannte Kreuzspinne in Mitteleuropa : *Araneus folium* Schrank (Kulczynski 1901) und *Araneus cornutus* Clerk (*Arachnida : Araneida, Araneidae*). *Zool. Anz. Jena*, **1 9 3** : 256-261.

THOMAS M., 1953. *Vie et moeurs des araignées*. Payot, Paris, 339 p.

TIETJEN W.J. & ROVNER J.S., 1980. Trail following behaviour in two species of wolf spiders : sensory and etho-ecological concomitants. *Anim. Behav.*, **2 8** : 735-741.

TIETJEN W.J. & ROVNER J.S., 1982. Chemical communication in lycosids and other spiders. *In : Spider communication : mechanism and ecological significance*. Witt P.N. & Rovner J.S. eds, Princeton University Press, Princeton, 249-279.

TILQUIN A., 1939. Sur l'orientation de l'*Argiope* stationnant au milieu de sa toile. *J. psychol. norm. Path.*, **3 6** : 93-98.

WILEY R.H. & RICHARDS D.G., 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere : implications for the evolution of animal vocalisations. *Behav. Ecol. Sociol.*, **3** : 70-93.

WISE D.H., 1976. Variable rates of maturation of the spider, *Nerience radiata* (*Linyphia marginata*). *Amer. Mid. Nat.*, **96** : 66-75.

WITT P.N., 1952. Ein einfaches Prinzip zur Deutung einiger Proportionem im Spinnenetz. *Behav.*, **4** : 172-189.

WITT P.N., 1956. *Die Wirkung von Substanzen auf den Netzbau der Spinne als biologischer Test.* Springer Verlag. Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1-79.

WITT P.N., 1963. Interrelationships between web-building behavior and amount of thread material in the spider *Araneus diadematus* Cl. *Proceed. 16° Intern. Cong. Zool.*

WITT P.N., 1975. The web as a means of communication. *Biosc. communication*, **2** : 1-16.

WITT P.N. & BAUM R., 1960. Changes in orbwebs of spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* McCook). *Behaviour*, **16** (3-4) : 309-318.

WITT P.N., RAWLINGS J.O. & REED C.F., 1972. Ontogeny of web-building behavior in orb-weaving spiders. *Amer. Zool.*, 12 : 445-454.

WITT P.N., REED C.F. & PEAKALL D.B., 1968. *A spider's web. Problems in regulatory biology.* Springer Verlag, Berlin, 107 pp.

WITT P.N. & ROVNER J.S., 1982. *Spider communication. Mechanisms and ecological significance.* Witt P.N. & Rovner J.S. eds.Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 440 p.

WITT P.N., SCARBORO M.B., DANIELS R., PEAKALL D.B., & GAUSE R., 1977. Spider web-building in outer space : evaluation of records from the skylab spider experiment. *J. Arachnol.*, **4** : 115-124.

WORK ,1981. Web components associated with the major ampullate silk fibers of orb-web-building spiders (*Araenae*). *Trans. Am. Microsc. Soc.*, **100** : 1-20.

WORKMAN C., 1979. Life cycles, growth rates and reproductive effort in lycosid and other spiders. *Rep. Kevo Subartic Res. Stat.*, **15** : 48-55.

WURDAK E. & RAMOUSSE R., 1984. Organisation sensorielle de la larve et de la première nymphe chez l'araignée *Araneus suspicax*. *Rev. Arachn.*, 5 (4) : 287-299.

Sommaire

Chapitre 3